N° d'enregistrement
au C.N.R.S. :

THÈSE

DE DOCTORAT D'ÉTAT ÈS-SCIENCES NATURELLES

présentée

À L'UNIVERSITÉ PARIS VI

par

Christian LEVEQUE

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES

MOLLUSQUES BENTHIQUES DU LAC TCHAD : ECOLOGIE, PRODUCTION ET BILANS ENERGÉTIQUES

---

soutenue le 26 OCT. 1972 devant la Commission d'Examen

MM.	P. DRACH	Président
	M. LAMOTTE	Examinateurs
	J. DAGET	
	B. DUSSART	

O. R. S. T. O. M.

PARIS

1972

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41534912_0012

N° d'enregistrement
au C.N.R.S. :

THÈSE

DE DOCTORAT D'ÉTAT ÈS-SCIENCES NATURELLES

présentée

À L'UNIVERSITÉ PARIS VI

par

Christian LEVEQUE

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIÉNCES

MOLLUSQUES BENTHIQUES DU LAC TCHAD : ECOLOGIE, PRODUCTION ET BILANS ENERGÉTIQUES

---

soutenue le devant la Commission d'Examen

MM.	P. DRACH	Président
	M. LAMOTTE	Examinateurs
	J. DAGET	
	B. DUSSART	

O. R. S. T. O. M.

PARIS

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

REMERCIEMENTS

Je tiens à exprimer ma gratitude à M. le Professeur DRACH qui a bien voulu accepter la Présidence de ce jury de thèse et à le remercier pour l'intérêt constant qu'il porte aux travaux des chercheurs de l'ORSTOM.

Monsieur le Professeur LAMOTTE me fait l'honneur de juger ce travail qui a pu être mené à bien grâce à l'accueil très cordial que j'ai reçu dans son laboratoire.

Monsieur DAGET, Inspecteur Général de Recherches à l'ORSTOM, m'a fait bénéficier de son expérience par ses conseils et ses critiques. Il a toujours favorisé la réalisation de ce travail, ce dont je le remercie vivement.

Monsieur DUSSART, Maître de Recherches au CNRS a guidé mes premiers pas en Hydrobiologie et manifesté un intérêt soutenu pour mes recherches. Ses conseils m'ont toujours été utiles et je lui exprime toute ma gratitude.

Il m'est agréable d'exprimer ma reconnaissance à l'ensemble du personnel du Centre ORSTOM de Fort Lamy, chercheurs, techniciens et aides techniques, et surtout à mes collègues de la section d'hydrobiologie que j'ai souvent mis à contribution. Je citerai particulièrement J.R. DURAND avec qui j'ai souvent eu de longues et fructueuses discussions, J.P. CARMOUZE avec lequel j'ai participé à de nombreuses missions sur le lac Tchad, toujours riches en échanges de vues, C. DEJOUX et L. LAUZANNE avec qui j'ai collaboré dès les premiers instants pour l'étude du benthon. Je n'oublierai pas J. FRANC et J. TROUBAT qui ont réalisé pour moi certaines observations, et B. BOUKAR, mon aide technique, qui a toujours effectué avec beaucoup de conscience des travaux souvent fastidieux.

Je tiens également à exprimer ma gratitude au personnel du laboratoire de l'Ecole Normale Supérieure auprès de qui j'ai trouvé une

aide constante et sympathique.

Enfin je remercie le personnel des Services Scientifiques Centraux de l'ORSTOM qui m'a aidé dans la préparation de ce manuscrit, et en particulier Mlle DARDENNE, Mme BEN CHAÏEB et Mme DELARBRE.

SOMMAIRE

INTRODUCTION

GENERALITES SUR LE MILIEU

CHAPITRE I - ECOLOGIE, ETUDE DES PEUPLEMENTS ET ESTIMATION DES BIOMASSES

A - Facteurs écologiques

1 - Facteurs physiques

1.1. Nature des fonds

1.2. Profondeur

1.3. Conductivité

2 - Facteurs biologiques

B - Ecologie et biocenotique

1 - Répartition et abondance des espèces

2 - Les peuplements

2.1. Comparaison des peuplements

2.2. Caractéristiques des peuplements

2.2.1. Distribution des organismes

2.2.2. Distribution d'abondance. Loi de Motomura

2.2.3. Espèces caractéristiques de biotopes

2.3. Liaisons interspécifiques

C - Biomasses

1 - Méthodologie

2 - Estimation des biomasses de la région de Bol

3 - Estimation des biomasses de l'ensemble du lac

D - Conclusions

E - Utilisation de l'analyse factorielle des correspondances pour l'étude des peuplements en mollusques benthiques du lac Tchad

1 - Présentation de la méthode

2 - Région de Bol

3 - Ensemble du lac

4 - Les liaisons interspécifiques

5 - Discussion et conclusions

CHAPITRE II - ETUDE DE LA PRODUCTION

A - Dynamique des peuplements

1 - Méthodes

2 - Structure en taille des populations et dynamique des peuplements

2.1. Bol

2.2. Samia

2.3. Baga Kawa

3 - Commentaires biologiques

4 - Conclusions

B - Croissance

1 - Croissance en taille

1.1. Méthodes

1.2. Facteurs pouvant influer sur la croissance des mollusques

1.3. Etude de la croissance

1.4. Discussion et conclusions

2 - Relations taille-poids et croissance en poids.

3 - Conclusions

C - Production

1 - Méthodes d'estimation de la production

1.1. Présentation des méthodes utilisées

1.2. Etude expérimentale de la production et comparaison des méthodes

2 - Résultats

3 - Discussion et conclusions

CHAPITRE III - BILANS ENERGETIQUES

A - Valeurs calorifiques des tissus

B - Respiration

1 - Méthodes

2 - Résultats

C - Bilan énergétique des populations naturelles

1 - Méthodes

2 - Résultats

2.1. Bilans énergétiques instantanés

2.2. Bilans énergétiques annuels

D - Discussion et conclusions

CHAPITRE IV - ROLE ET IMPORTANCE DES MOLLUSQUES BENTHIQUES DANS LE LAC TCHAD

A - Biomasses

B - Production

C - Prédation par les poissons

D - Stockage des sels minéraux

E - Evolution des peuplements

CONCLUSION

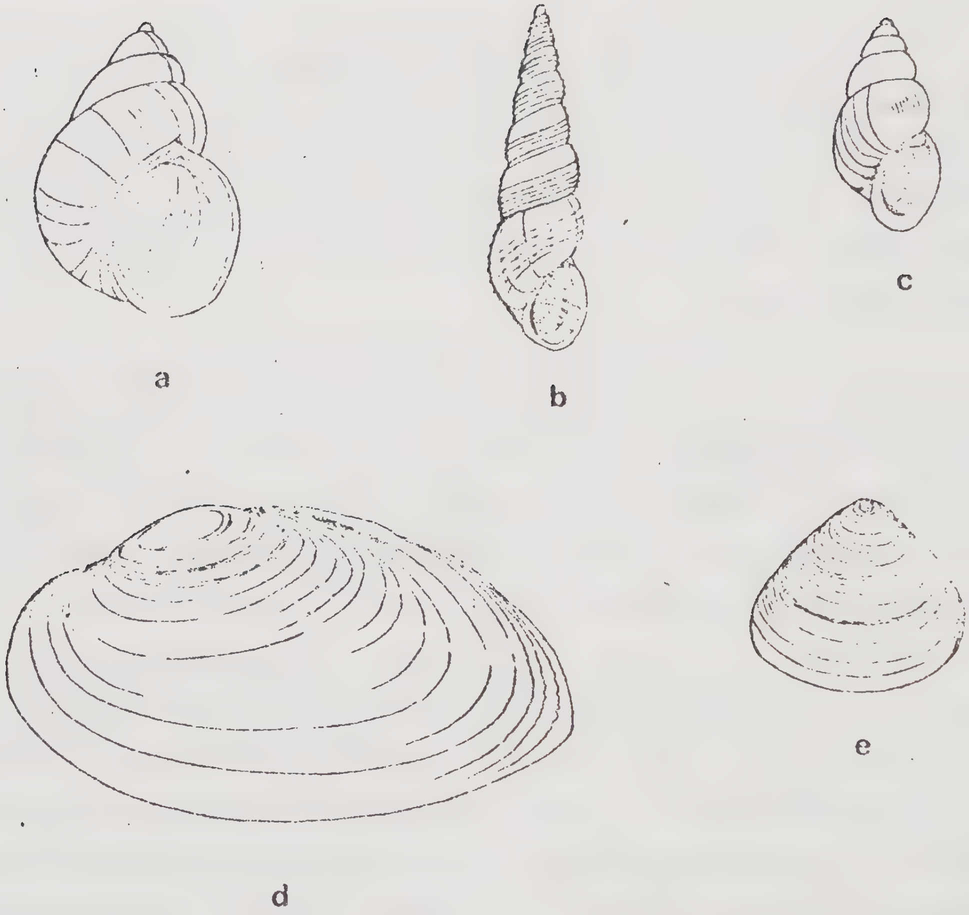
BIBLIOGRAPHIE

INTRODUCTION

Dans l'ensemble des écosystèmes aquatiques continentaux, le lac Tchad occupe une position particulière en raison de ses caractères originaux : grande surface (20 000 km^2) associée à une faible profondeur (3 m en moyenne), situation à la limite de la zone sahélienne, absence d'émissaire mais existence d'un phénomène de régulation saline, variations du niveau moyen du plan d'eau.

La première étude sérieuse de cette région a été réalisée par Tilho au début du siècle. Par la suite, et à l'exception des travaux d'hydrologie effectués par BOUCHARDEAU et LEFEVRE entre 1954 et 1958, le lac Tchad n'a guère suscité l'intérêt des scientifiques. Il était donc encore très mal connu et particulièrement dans le domaine hydrobiologique, avant que ne débutent en 1964 les recherches de l'équipe ORSTOM de Fort Lamy.

Le programme établi à cette époque concernait l'étude de la productivité du lac Tchad et des biefs inférieurs de ses tributaires. Il se justifiait par le fait que le lac Tchad représente une source importante de protéines pour ses quatre pays riverains (Cameroun, Niger, Nigéria, Tchad) et que la pêche commençait à se développer de manière plus intensive, aussi bien que sur le lac que sur le Chari. En outre, le programme choisi correspondait aux préoccupations du Programme Biologique International qui était en cours d'élaboration. La réalisation des objectifs fixés, ambitieux peut-être en raison de la superficie et de l'hétérogénéité du lac, nécessitait une répartition des tâches et l'étude des principaux groupes d'organismes. Les travaux effectués sur les mollusques, particulièrement bien représentés dans la biomasse, s'insèrent donc dans un travail d'équipe, et constituent un des éléments de l'étude de la productivité du lac Tchad.



Principales espèces de mollusques benthiques du lac Tchad.

a Bellamya unicolor - b Melania tuberculata - c Cleopatra bulimoides
d Caelatura aegyptiaca - e Corbicula africana.

A l'exception des Pulmonés vecteurs de Bilharsiose, les mollusques d'eau douce sont encore assez mal connus en Afrique. Seule la systématique a été abordée jusqu'ici et beaucoup reste encore à faire dans ce domaine particulièrement délicat en raison des variations morphologiques souvent importantes chez de nombreuses espèces et chez les grands Lamellibranches en particulier. Nos connaissances dans le domaine biologique sont quant à celles très rares sinon inexistantes.

Les mollusques du lac Tchad étaient déjà en grande partie connus à la suite des travaux de Germain qui étudia les récoltes effectuées par les expéditions militaires qui se succédèrent dans cette région au début du siècle. Mais la malacologie africaine en était encore à ses balbutiements et de nombreuses espèces décrites sont depuis tombées en synonymie. Nos travaux ont donc débuté par un inventaire systématique (LEVEQUE 1968) et les espèces benthiques suivantes ont été retenues :

PROSOBRANCHES

Bellamya unicolor (Olivier)
Melania tuberculata (Müller)
Cleopatra bulimoides (Olivier)

LAMELLIBRANCHES

Pisidium pirothi Jickeli
Byssanodonta parasitica (Barreyss)
Corbicula africana (Krauss)
Caelatura aegyptiaca var. lacoini (Germain)
Caelatura teretiuscula (Philippi)
Mutela dubia (Gmeliu)
Mutela rostrata (Rang)

Seuls les Prosobranches et les quatre premières espèces de Lamellibranches sont communs sur le lac.

Aucune de ces espèces n'est endémique du lac Tchad et la plupart ont une large répartition en Afrique. Certaines même, comme Melania tuber-

culata existent jusqu'en Asie. Pour ces différentes raisons, les études écologiques et biologiques réalisées au Tchad n'ont donc pas seulement un intérêt purement local mais peuvent servir de base ou de point de comparaison à des travaux dans d'autres régions d'Afrique.

GENERALITES SUR LE MILIEU

On ne fera ici qu'un bref rappel des caractéristiques du lac Tchad, celles-ci ayant été largement traitées par ailleurs (BOUCHARDEAU et LEFEVRE, 1957 ; CARMOUZE, 1969 ; DEJOUX, 1968 ; DUPONT, 1970 ; GRAS et al., 1967 ; LEVEQUE, 1968 ; ROCHE, 1969) et récemment dans CARMOUZE et al. (1972). Le lac est situé dans un bassin endoréique, à la limite de la zone sahélienne, entre 12° et 14° 20 de latitude nord, 13° et 15° 20 de longitude est. Il est soumis à un climat de type sahélien caractérisé par une saison sèche (octobre à mai) et une saison humide (juin à septembre). Les précipitations sont faibles (320 mm en moyenne) et susceptibles de fortes variations interannuelles. Le lac Tchad est donc principalement alimenté par des eaux d'origine fluviale et le Chari grossi par le Logone est le principal tributaire. Il n'y a pas d'émissaire et les pertes sont dues à l'évaporation (2,18 m par an) pour 90 à 95 % et à l'infiltration. Malgré l'évaporation intense les eaux restent douces.

Du point de vue thermique, on distingue une saison fraîche de novembre à février (température moyenne des eaux : 19° C) et une saison chaude de mars à octobre (température moyenne des eaux : 30° C).

Géographiquement, le lac est situé dans une zone de relief peu marqué. Il peut être divisé en deux cuvettes, nord et sud, séparées par une ligne de hauts fonds, la Grande Barrière. Chacune de ces cuvettes est bordée dans sa partie septentrionale par un archipel dont les îles sont les sommets d'un réseau dunaire en partie immergé. Cet archipel se prolonge vers le sud par une zone d'îles de végétation ou îlots-bancs qui correspondent à des hauts fonds couverts de Phanérogames aquatiques (*Phragmites*,

La lac Tchad : gr ndes régions naturelles.

Papyrus). On distingue également des zones d'eaux libres dans chacune des cuvettes.

La profondeur est faible et de l'ordre de 3 m en moyenne. A la cote 281,5 m, cote moyenne du plan d'eau en 1969 la surface du lac était de 20 500 km^2. Mais le niveau de l'eau est soumis à des fluctuations inter-annuelles qui sont le résultat de l'irrégularité des apports en eau du Chari. Ceux-ci peuvent varier du simple au double d'une année à l'autre. C'est ainsi que de 1964 à 1972, le niveau moyen a baissé d'environ 2,5 m. Il en résulte que la surface et le volume du lac peuvent varier également, avec toutes les conséquences que cela implique sur la flore et sur la faune. D'un aspect de petite mer intérieure, le lac peut passer à celui d'un marécage.

CHAPITRE I

ECOLOGIE, ETUDE DES PEUPLEMENTS

ET ESTIMATION DES BIOMASSES

MOLLUSQUES BENTHIQUES DU LAC TCHAD :
écologie, étude des peuplements et estimation des biomasses

Ch. LÉVÊQUE

Centre O.R.S.T.O.M., B.P. nº 65. FORT-LAMY (Tchad)

Résumé

L'étude de quelques facteurs écologiques a permis de mettre en évidence l'influence de la nature des fonds sur les peuplements en mollusques benthiques du lac Tchad, ainsi que l'existence d'un seuil de conductivité (600 μ mhos) limitant la présence des mollusques dans le nord du lac. La profondeur assez faible ne paraît jouer aucun rôle dans la répartition bathymétrique des organismes.

Après avoir délimité un certain nombre de biotopes sur l'ensemble du lac en fonction de la nature des fonds et de la position géographique, on a pu calculer un peuplement moyen pour chacun de ces biotopes à partir des résultats de deux missions effectuées en 1968 et 1970. Pour chaque peuplement on constate généralement que les effectifs des espèces suivent la loi de distribution d'abondance de Motomura. On a pu définir ainsi un certain nombre de nomocénoses caractérisées par le nombre d'espèces constituantes, la constante de Motomura (équivalent de l'indice de diversité) et la densité des peuplements. La distribution des organismes a été étudiée à l'aide de la loi de Taylor. D'une manière générale, les mollusques ont une tendance modérée à l'agrégation. Cette tendance est plus accentuée chez les Prosobranches vagiles que chez les Lamellibranches pour lesquels la distribution se rapproche plus d'une distribution au hasard.

Par la recherche des affinités entre peuplements, on a pu mettre en évidence l'existence de deux grandes zones de peuplement sur l'ensemble du lac : les biotopes de la zone centrale d'une part, et les biotopes des zones est et sud d'autre part. La Grande Barrière assure la liaison entre ces deux grandes zones et représente donc une limite à la fois géographique et biologique entre le bassin du nord et le bassin du sud-est.

Si les peuplements sont restés relativement stables entre 1968 et 1970, on a pu constater cependant l'existence d'un phénomène d'évolution dans la région de Bol où les Melania *ont remplacé les* Cleopatra *sur les fonds de vase. Ce phénomène n'est pas limité à Bol mais s'étend à une partie de l'archipel est en 1970.*

En ce qui concerne les biomasses, l'effectif total en mollusques a été estimé à $3{,}64 \times 10^{12}$ individus en 1970 et la biomasse à 775.000 t (poids alcoolique, coquilles comprises). Les Prosobranches (90 % de l'effectif et 83 % de la biomasse) et surtout les Bellamya *(45 % de la biomasse) sont nettement dominants sur les Lamellibranches. La biomasse n'est pas également répartie puisque les 3/4 de celle-ci sont concentrés dans la zone de la Grande Barrière et des biotopes adjacents (45 % de l'espace disponible). Il y a un appauvrissement très net vers l'est et surtout vers le nord du lac.*

Abstract

The study of some ecological factors. enabled us to point out the influence of bottom characteristics upon the benthic molluscs population in lake Chad, as well as the existence of a threshold conductivity (600 μ mhos) limiting the presence of molluscs in the northern part of the lake. The rather shallow depth does not appear to have any effect upon the bathymetric distribution of organisms.

After defining a number of biotops in the lake, depending on the bottom characteristics and geographical position, average population per sample for each biotop was calculated from the data resulting from two expeditions that took place in 1968 and 1970. For each biotop, the stock of the species, generally obey Motomura's abundance distribution

law. A number of "nomocenoses" characterized by the number of constituting species, Motomura's constant (identical to a diversity index), and density of populations were defined. Homogeneity and validity of samples were studied using Taylor's law. As a rule, molluscs have a moderate tendancy toward aggregation. This tendancy is more pronounced for mobile Prosobranchia than for Lamellibranchia whose distribution is closer to random.

A study of population's affinities indicates the existence of two main population's areas on the entire lake: biotops of the central area on the one hand, and biotops of the eastern and southern areas on the other hand. The "Grande Barrière" constitues a junction between the two main areas and represents geographical as well as biological boundary between the northern and southeastern basins.

Altough populations remained relatively stable from 1968 to 1970 one could nevertheless observe the existence of an evolutionary phenomonon in the Bol area where Melania *have taken the place of* Cleopatra *on muddy sediments. This phenomenon is not limited to Bol but was also observed on the part of eastern archipelago in 1970.*

Concerning biomass, the total number of molluscs has been estimated to $3{,}64 \times 10^{12}$ individuals in 1970 and biomass at 775.000 t (alcoholic weight, shells included). Prosobranchia (90 % of the total and 83 % of biomass) and particulary Bellamya *(45 % of biomass) predominates. Biomass is not equally distributed, since 3/4 of them are concentrated in the "Grande Barrière" area and contiguous biotops (45 % of the available zone). There is a strong decrease in biomass towards the eastern part and especially towards the northern part of the lake.*

Situé dans un bassin endoréique à la limite méridionale de la zone sahélienne, d'une superficie d'environ 20.000 km², le lac Tchad appartient à la catégorie des grands lacs plats tropicaux. Nous ne ferons qu'un bref rappel de ses principales caractéristiques traitées par : Bouchardeau et Lefèvre (1957), Carmouze (1969), Dejoux (1968), Dupont (1970), Gras *et al.* (1967), Lévêque (1967), Roche (1968).

D'un point de vue géographique on distinguera les zones nord, centrale, sud et est, correspondant souvent à des réalités écologiques comme on le verra

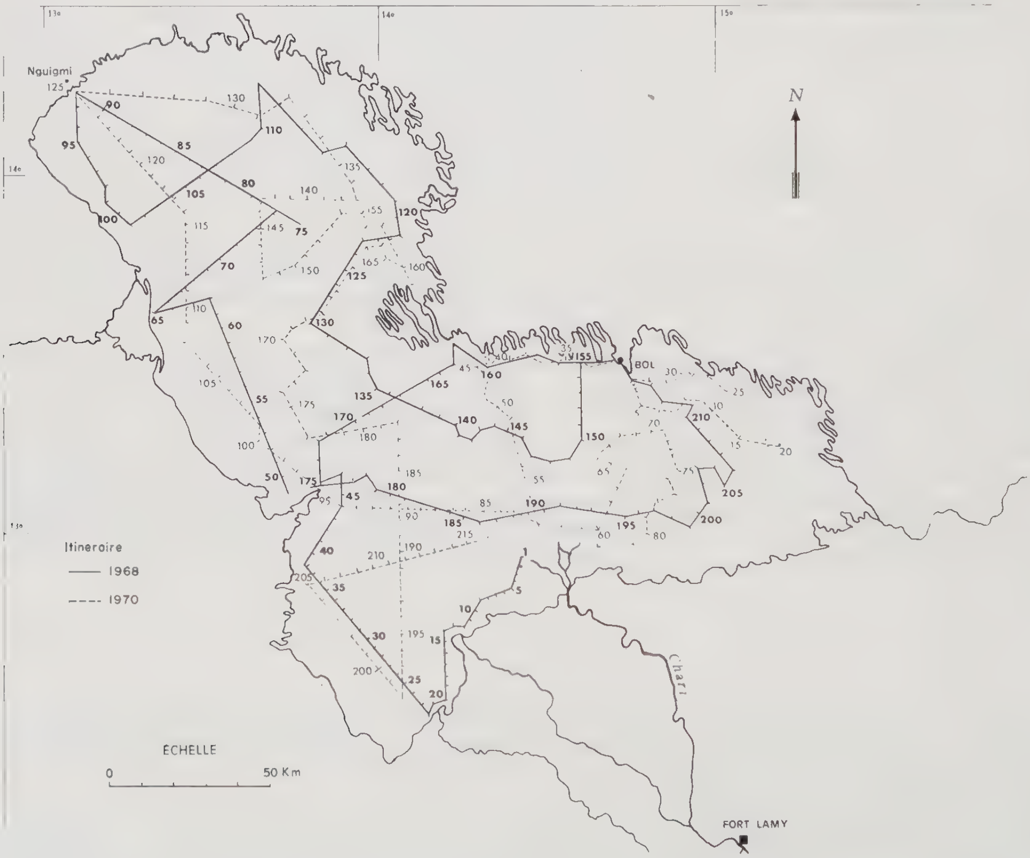


Fig. 1. — Itinéraires des missions effectuées en 1968 et 1970 sur le lac Tchad, et emplacement des stations.

par la suite. Une cinquième zone, la Grande Barrière, sépare le lac en deux grands bassins. Cette Grande Barrière est une ligne de hauts fonds, recouverte d'une végétation aquatique dense, sauf au niveau de Baga-Kawa. Elle joue un rôle important dans la dynamique des eaux du lac.

A l'intérieur de ces zones on peut rencontrer quatre grands types de milieux : les archipels (dont les îles sont les sommets d'un réseau dunaire en partie immergé), les îlots bancs (hauts fonds couverts de végétation hélophyte), les eaux libres (sans végétation) et les zones marécageuses (végétation aquatique immergée : *Potamogeton* principalement). La profondeur moyenne est faible, surtout dans le sud (2 m). Elle augmente légèrement à l'est (3 à 4 m) et au nord (4 à 6 m). Malgré une évaporation intense (supérieure à 2 m par an) et l'absence d'émissaire, les eaux restent douces. Il existe en effet un phénomène original de régulation saline, dont les raisons nous échappent encore actuellement. La température de l'eau varie entre 18 °C en janvier (saison fraîche) et 30 °C en mai-juin.

Méthodologie.

— *Itinéraires.*

Quatre campagnes principales ont été effectuées afin d'étudier les peuplements en mollusques benthiques.

— Deux campagnes de prospection de l'ensemble du lac (mars-avril 1968, mars-avril 1970) dont les itinéraires (fig. 1) ne sont pas identiques mais se chevauchent suffisamment pour permettre d'éventuelles comparaisons à 2 ans d'intervalle. Ces itinéraires couvrent la presque totalité des grands ensembles géographiques et écologiques susceptibles d'être rencontrés sur le lac, à l'exception des zones marécageuses où la navigation n'est pas praticable.

— Deux campagnes dans la région de Bol (janvier 1967, janvier 1970). Cette région considérée comme représentative de l'archipel est, a fait l'objet d'études plus précises concernant, en particulier, les rapports entre la nature des fonds et les peuplements benthiques.

— *Échantillonnage.*

Au cours de ces campagnes, une benne d'Ekman de 30 cm de côté a été utilisée pour les prélèvements quantitatifs. A chaque station (zone de quelques dizaines de m² où les conditions écologiques sont homogènes), le contenu de 6 bennes (soit une surface de 0,54 m²) a été tamisé sous l'eau, sur des tamis de maille 0,8 mm. Les mollusques, triés sur place, ont été conservés dans l'alcool pour être pesés et comptés au laboratoire.

— *Choix des stations.*

Durant les tournées de prospection, les stations ont été faites au hasard, tous les 5 km environ, le long des itinéraires prévus. On doit cependant faire quelques réserves à ce propos. En effet, dans les eaux libres et certaines zones d'îlots bancs, la nature des fonds et les conditions écologiques ambiantes sont suffisamment homogènes, pour qu'on puisse admettre que les échantillons récoltés soient représentatifs du milieu prospecté. Mais dans les archipels où les sédiments sont beaucoup plus variés, les prélèvements ont été effectués de préférence sur les fonds de vase qui occupent le plus grande surface et qui sont donc, à ce point de vue, les plus représentatifs de la région étudiée.

Deux séries de prélèvements ont cependant été réalisées près de Bol en vue de comparer les peuplements des divers types de fonds de l'archipel. Pour cela les stations ont été choisies en fonction de la nature des fonds : très rapprochées sur les sédiments occupant une petite surface, plus éloignées sur les sédiments occupant une surface plus importante.

A. FACTEURS ÉCOLOGIQUES

On n'a retenu ici, que quelques facteurs, dont l'influence a paru déterminante, et que l'on pouvait matériellement étudier.

1. Facteurs physiques.

1.1. Nature des fonds.

Un certain nombre de travaux (Beatty et Hooper (1958), Eggleton (1952)) ont montré l'importance de la nature des fonds, dans la répartition des organismes benthiques. Les caractères physiques du sédiment (granulométrie, structure, teneur en eau) ou ses propriétés chimiques peuvent en être responsables. Sur le lac Tchad, les fonds sont tous d'origine sédimentaire. Leur répartition (fig. 2) a été étudiée par B. Dupont (1970) à qui nous emprunterons un certain nombre des observations qui vont suivre.

Types de fonds.

Les fonds du lac Tchad ont été classés en sept types principaux :

— la *vase* qui est un matériau non structuré, toujours très riche en eau et dont la fraction organique est importante. C'est le sédiment le plus

répandu sur le lac bien que certaines de ses caractéristiques puissent varier du nord au sud.

— la *tourbe* diffère du sédiment précédent par la présence de nombreux détritus grossiers d'origine végétale. Elle est donc très riche en matière organique On la rencontre généralement à proximité des masses végétales.

— les *sables* peuvent avoir 2 origines : apports des fleuves (diamètre moyen des grains 0,16 mm) ou ancien réseau dunaire immergé (diamètre moyen des grains 0,25 mm). Les sables fluviatiles se rencontrent surtout, autour du delta du Chari, alors que le sable dunaire affleure parfois dans les eaux libres et constitue les îles de la bordure septentrionale du lac. Leur teneur en matière organique est toujours faible.

— le *pseudo-sable* constitué par des oolithes (0,25 mm de diamètre) qui seraient formés par précipitation du fer, apporté par les eaux du Chari. Il a l'aspect d'un marc de café à l'état humide et occupe, sur une épaisseur de plusieurs centimètres, une vaste zone à l'ouest du delta du Chari. Sa teneur en matière organique et sa teneur en eau sont faibles.

— *l'argile* peut se présenter sous plusieurs aspects :

— *argile bleue:* sédiment compact, gluant, de couleur gris-bleuté, et de faible teneur en matière organique.

— *argile granulaire:* constituée de petits « graviers » argileux de quelques mm à quelques cm de diamètre, et qui s'écrasent difficilement à la main. Elle se serait formée à partir de l'argile compacte, fragmentée, au cours d'une période d'assèchement du lac et dont les fragments auraient été ultérieurement remaniés par l'eau et les courants.

— *argile molle:* sédiment assez riche en eau et parfois mélangé à du sable, que l'on rencontre localement dans l'archipel et dans les eaux libres. Elle représenterait la phase intermédiaire, après tassement et oxydation de la matière organique, entre la vase et l'argile bleue.

Il existe bien entendu des intermédiaires entre ces grands types de fond, mais nous ne possédons pas de cartographie suffisamment précise pour connaître l'importance de ces zones de transition. Cependant les observations que Dupont et moi-même avons pu faire, montrent que leur surface parait faible par

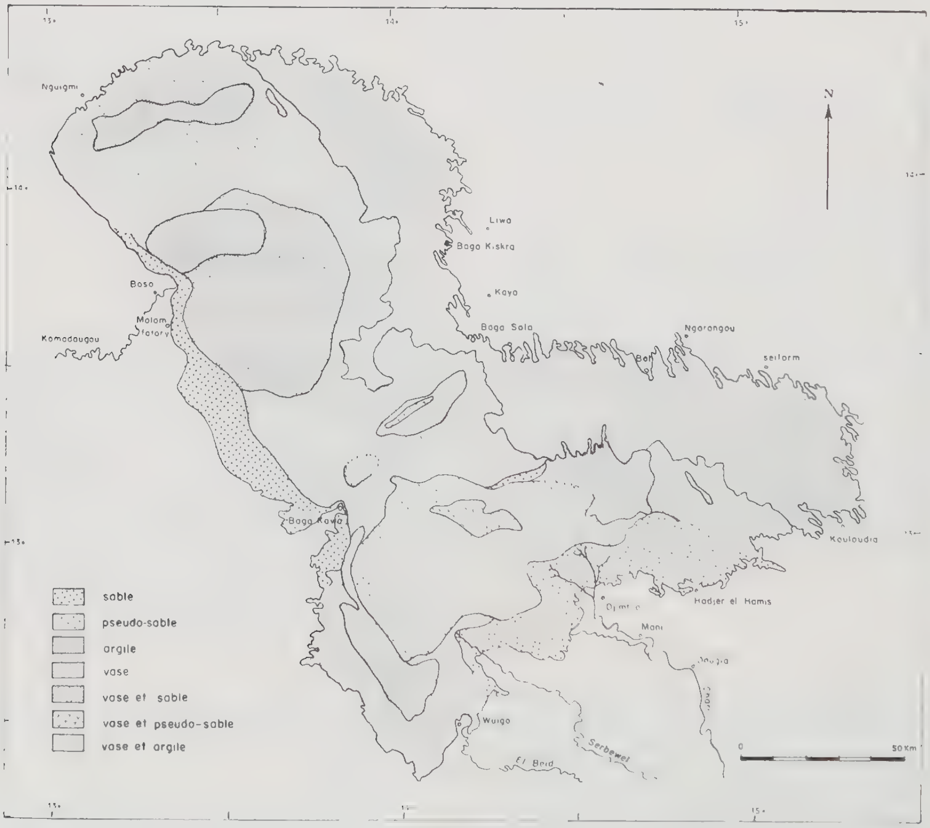


Fig. 2. — Carte de répartition des sédiments dans le lac Tchad (d'après Dupont 1970).

rapport aux zones de fonds typiques. C'est pourquoi dans nos classements des prélèvements en fonction de la nature des fonds, nous n'avons conservé que les 7 types définis ci-dessus, les zones de transition ayant été rattachées au type de fond dominant dans le sédiment.

Influence de la nature des fonds sur les peuplements.

Une première étude effectuée à Bol en janvier 1967 avait fait apparaître (Dupont et Lévêque, 1968) l'influence de la nature des fonds sur les peuplements benthiques. Des observations continues dans cette région, ayant montré que des modifications importantes étaient intervenues depuis, cette étude a été reprise en 1970. Les 110 prélèvements effectués en 1970 ont été regroupés en fonction des 5 types de fond de la région étudiée (tabl. I). Le rapport C/N traduisant le degré d'évolution de la matière organique, est très élevé dans la tourbe, ce qui signifie que vraisemblablement les débris végétaux qu'elle renferme sont encore peu décomposés.

Pour chacun de ces fonds, on a calculé la densité moyenne ($\overline{X}$) par prélèvement et pour chaque espèce (tabl. II) ainsi que la variance. A partir de ces données, une analyse de variance a été effectuée pour chacune des 5 espèces principales et pour les 5 fonds, en calculant (tabl. III) :

— la variance totale (sur l'ensemble des prélèvements),

— la variance factorielle ou inter-séries, faisant intervenir les variations liées au facteur contrôlé (ici, la nature des fonds),

— la variance résiduelle ou intra-séries.

Par le test F de Snedecor, on compare ensuite la variance factorielle (facteur contrôlé) à la variance résiduelle, pour tester l'hypothèse de l'homogénéité (tabl. III). Le seuil de signification étant de 3,5 pour $p = 0{,}01$, et F étant supérieur, on peut conclure que les deux variances sont significativement différentes, c'est-à-dire que la nature des fonds a une influence sur l'abondance des mollusques benthiques. Ce facteur est donc très important dans l'étude des peuplements et nous lui avons accordé beaucoup d'intérêt par la suite. Cependant, si dans une zone restreinte comme la région de Bol, où les conditions écologiques ambiantes sont relativement homogènes (salinité, agitation des eaux, température, etc.), la nature des fonds paraît être le principal facteur de la distribution et de l'abondance des espèces, d'autres facteurs peuvent intervenir, sur l'ensemble du lac, dont l'action se combine au précédent. Il en résulte qu'un type de fond défini, la vase par exemple, peut supporter des peuplements très différents selon les régions du lac considérées. Il faudra donc tenir compte par la suite, à la fois du type de fond et de sa situation géographique.

1.2. Profondeur.

La profondeur est également considérée comme un des critères de répartition de la faune benthique dans les lacs, du fait de la diminution progressive de la teneur en oxygène des eaux lorsqu'on s'enfonce. Dans le lac Tchad, la profondeur moyenne est très faible (4 m environ), les fonds les plus importants atteignant rarement 10 m dans des zones particulières comme certains chenaux étroits entre les îles. D'autre part il y a une agitation quasi-permanente des eaux sous l'effet des vents, assez forts durant presque toute l'année. Il en résulte une bonne oxygénation au niveau du fond et l'absence de stratification permanente. La surface du lac, dans son ensemble, est donc assimilable à une grande zone littorale favorable au développement de la faune benthique et la profondeur ne joue pas, sur le lac Tchad, un rôle limitant la répartition des mollusques benthiques. Toutes nos observations concordent à ce sujet.

Cependant, comme nous l'avons mis en évidence sur le lac de Léré (Dezoux, Lauzanne, Lévêque, 1971), la profondeur peut agir indirectement sur la nature des fonds. En effet l'agitation des eaux se répercute sur le sédiment. Plus la profondeur est grande et plus l'agitation s'amortit au niveau du fond, et inversement. C'est ainsi que sur fond de vase, par exemple, l'agitation est plus importante au niveau du fond lorsque le lac baisse, et le sédiment est remis partiellement en suspension. Il n'a donc pas le temps de sédimenter normalement et sa teneur en eau est élevée. A la limite, il peut exister une couche de boue très fluide à l'interface eau-sédiment.

On comprend donc que durant ces dernières années, certains fonds aient subi des modifications du fait de la baisse du lac. Certaines espèces peuvent disparaître et d'autres subsister sur des fonds plus liquides, et le peuplement s'en trouve ainsi modifié.

1.3. Conductivité.

Le lac Tchad est alimenté par le Chari dont les eaux ont une faible conductivité (45 à 60 µmhos à 25 °C). Sous l'effet d'une évaporation intense (supérieure à 2 m par an) due au climat sahélien, les eaux se concentrent progressivement lorsqu'on s'éloigne du delta du Chari (Carmouze 1969, Roche 1969). On atteint ainsi des conductivités extrêmes 4, 7 et 15 fois plus élevées que celles du Chari, respectivement dans le sud, l'est et le nord du lac. Les eaux du lac ne sont donc pas homogènes dans leur composition

TABLEAU I

Caractéristiques moyennes des fonds de la région de Bol
FG = fraction grossière, SG = sable grossier, SF = sable fin, A+L = argile et limon

	% du poids frais	% du poids sec				‰ du poids sec		
Nature des fonds	humidité	FG >2 mm	SG 2 mm à 0,2 mm	SF 0,2 mm à 0,05 mm	A+L <0,05 mm	C ‰	N ‰	C/N
Vase	80	0,9	5,1	38,9	53,5	104	8,2	12,7
Tourbe	67	12,3	20,5	26,6	40,5	227,4	11,8	19,4
Argile Granulaire	46	38,0	24,2	18,7	19,1	23,4	1,9	12,5
Argile molle	75	0,8	25,5	32,7	41,2	26,6	2,25	11,6
Sable	20	0,4	17,4	58,8	23,3	34,1	3,2	10,6

TABLEAU II

Densité moyenne ($\overline{X}$) par prélèvement (6 coups de benne) pour chaque espèce en fonction du type de fond et variance (S^2). (Bol 1970)

Genres	Fonds	Argile molle	Argile Granulaire	Sable	Vase	Tourbe	Ensemble des prélèvements
Cleopatra	$\overline{X}$	26	120,125	5,5	1,737	13,423	25,727
	S^2	501,87	10.836,98	43,678	6,72	200,705	3.287,435
Melania	$\overline{X}$	0,19	0,625	4,785	10	3,538	5,018
	S^2	0,152	0,734	60,454	110,947	49,556	73,163
Bellamya	$\overline{X}$	0,375	1,375	0,286	0,345	0,115	0,409
	S^2	0,484	1,609	0,347	0,295	0,102	0,696
Corbicula	$\overline{X}$	2,94	8,313	0,429	0,477	0,192	1,909
	S^2	4,68	43,215	0,245	0,510	0,155	14,991
Caelatura	$\overline{X}$	0,875	1,687	0,286	0,069	0,077	0,481
	S^2	0,609	1,215	0,347	0,064	0,071	0,859
Byssanodonta	$\overline{X}$		6,06				
	S^2		90,309				

TABLEAU III

Analyse de variance pour les 5 espèces principales de mollusques benthiques en fonction de la nature des fonds à Bol (1970). QT, QF et QR sont la somme des carrés pour chacune des variances. DL : degrés de liberté

Variance	Totale	Factorielle			Résiduelle			F
Genres	Q_T	Q_F	D.L.	variance	Q_R	D.L.	variance	
Cleopatra	361.617,8	174.111,2	4	43.527,8	187 506	105	1 785	24,4
Melania	8 048	1 694	4	423,5	6 353	105	60,5	7
Corbicula	1 649	853	4	213,3	796	105	7,6	28
Bellamya	76,59	20,1	4	5,024	56,5	105	0,53	9,41
Caelatura	94,5	33,8	4	8,4	60,7	105	0,58	14,6

chimique et il existe un gradient de conductivité en fonction de la topographie, les zones les mieux protégées ou les plus éloignées du delta étant plus salées que celles soumises directement à l'influence du Chari (fig. 3).

Il a donc paru nécessaire d'étudier l'influence possible de la concentration saline des eaux sur la distribution et l'abondance des mollusques benthiques. Au cours de la tournée de prospection d'avril 1968, les conductivités ont été mesurées dans la presque totalité des stations de prélèvements. Les valeurs obtenues ont permis de regrouper les stations dont la conductivité se situait dans un même intervalle arbitrairement choisi (de 50 µmhos en 50 µmhos) et de calculer la densité moyenne pour l'ensemble du lac des *Melania*, *Cleopatra* et *Bellamya*, en fonction de la conductivité (fig. 4).

Fig. 3. — Conductivité (en µ mhos) des eaux du lac Tchad en avril 1968 (d'après Carmouze 1969).

Dans cette comparaison, seul le facteur conductivité a été retenu, à l'exclusion des autres critères de distribution comme la nature des fonds par exemple. On peut faire une première remarque : pour les 3 espèces étudiées, on observe une diminution très rapide et très nette de la densité pour les conductivités les plus élevées, et cette densité est pratiquement nulle à partir de 550 µmhos. Il semble donc exister un seuil supérieur de conductivité, au-delà duquel les espèces disparaissent. Les plus fortes conductivités ne se rencontrant (fig. 4) que dans le nord du lac on peut évidemment se demander si ce facteur est le seul à intervenir et s'il n'y a pas d'autres raisons à la disparition des mollusques benthiques dans cette zone. Un certain nombre d'arguments militent cependant en faveur de la présence d'un seuil de conductivité.

— D'un point de vue topographique, il n'y a pas de différence notable entre la zone où les mollusques disparaissent et la zone adjacente où ils sont parti-

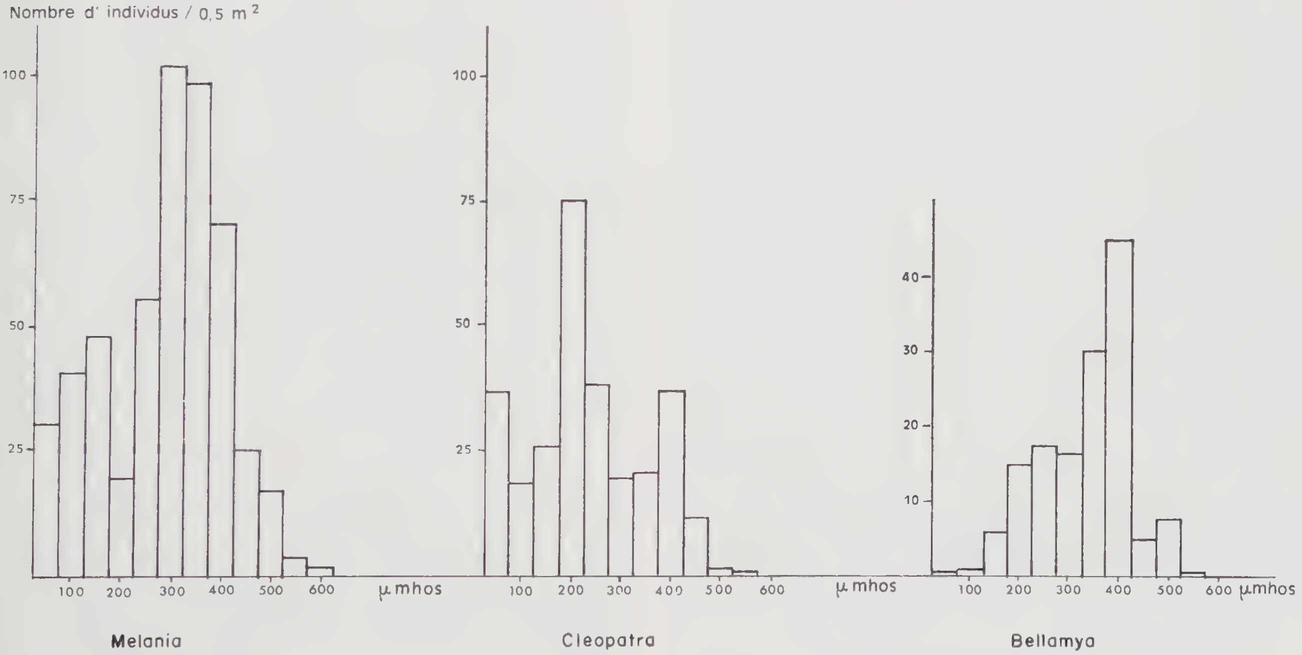


Fig. 4. — Relation entre la conductivité (µ mhos) à l'époque des prélèvements et la densité moyenne par prélèvement, des trois espèces de Prosobranches benthiques du lac Tchad (résultats de 1968).

culièrement abondants : la nature du fond et la profondeur sont identiques.

— Dans la zone où les mollusques sont absents, le tamis retient un très grand nombre de coquilles mortes et bien conservées de *Melania* et de *Bellamya*, signe évident que ces espèces ont dû y prospérer. Sachant que le lac Tchad a connu des périodes de plus grande extension, il est permis de penser que la conductivité était alors moins forte dans cette région, permettant aux mollusques de se développer convenablement. Une diminution progressive du volume d'eau, associée à une augmentation de la teneur en sels minéraux, les en auraient chassés par la suite.

— Les mares du Kanem aux eaux saumâtres sont dépourvues de mollusques benthiques, même les mares peu salées (800 à 1000 μ mhos) dans lesquelles on peut, comme dans le nord du lac, récolter des Pulmonés *(Gyraulus, Anisus, Bulinus, Biomphalaria)*. On observe cependant de nombreux tests morts (*Melania* en particulier) sur le pourtour de ces mares dont l'étendue est fonction du niveau de la nappe phréatique qui dépend elle-même du niveau du lac.

L'ensemble de ces observations amène donc à conclure que la conductivité des eaux joue un rôle limitant dans la répartition des mollusques benthiques du lac Tchad. Il est difficile de donner un seuil exact car au même endroit, la conductivité varie au cours de l'année (CARMOUZE 1969) et les mesures qui ont été effectuées sont instantanées. On peut cependant estimer qu'au-delà de 600 μmhos, toutes les espèces ont disparu, les *Melania* paraissant les plus résistantes.

On peut faire une seconde remarque : si chez *Melania* et *Cleopatra* la densité est relativement élevée pour les faibles conductivités il n'en est pas de même pour les *Bellamya* dont la densité très faible pour les faibles conductivités, augmente avec cette dernière. Il existerait donc pour cette espèce, une limitation pour les faibles conductivités, limitation qui n'exclut pas sa présence mais limite sa densité. L'absence ou du moins la rareté de *Bellamya* dans le Chari et dans les eaux libres du sud et de l'est du lac, pourrait ainsi s'expliquer par les faibles conductivités de ces régions. Notons que nous n'avons trouvé aucun *Bellamya* dans le lac de Léré (conductivité 90 μmhos) alors que les autres espèces benthiques du lac Tchad y sont présentes. Par contre cette espèce se rencontre sur l'El Beid (environ 140 μmhos en crue et jusqu'à 350 μmhos en saison sèche) qui est un affluent temporaire du lac Tchad.

L'ensemble de ces observations concernant l'influence de la conductivité sur la répartition et l'abondance des espèces, demanderait à être approfondi, soit par d'autres observations écologiques, soit par des expérimentations. D'autre part, parmi les sels dissous que la conductivité mesure globalement, certains doivent avoir un rôle plus important, du point de vue par exemple, de la pression osmotique. Il ne faut pas négliger non plus l'influence possible d'un facteur rhopique (PORA, 1966). Quoiqu'il en soit, et dans l'étude qui nous préoccupe, nous pouvons affirmer qu'il existe une relation très nette entre la conductivité et la distribution des mollusques benthiques du lac Tchad.

Enfin, l'influence de la teneur de l'eau en sels minéraux se manifeste également sur l'état de conservation des coquilles vivantes. Ce phénomène est particulièrement net pour les *Melania* dont les apex sont toujours fortement érodés et dont le test présente des traces de corrosion dans les zones est et sud, alors que les individus récoltés dans la zone centrale ont une coquille presque intacte et un apex bien conservé. A ces observations, rattachons la présence particulièrement abondante de tests morts dans la zone centrale et la zone nord, alors que ceux-ci sont beaucoup plus rares et beaucoup plus érodés au sud et à l'est. Ces phénomènes pourraient s'expliquer par la teneur plus élevée en calcium des eaux du nord et dans l'agressivité plus faible de ces eaux.

2. Facteurs biologiques.

Il a été constaté dans la région de Bol (archipel est) que les *Bellamya unicolor* étaient peu nombreux sur les fonds du lac et que les jeunes de cette espèce étaient proportionnellement plus rares que les adultes dans nos prélèvements. Pourtant, si l'on introduit des adultes dans des caisses d'élevages, séparées du milieu ambiant par grillage moustiquaire, ces animaux se reproduisent rapidement et les jeunes sont très abondants. Les conditions ambiantes sont donc favorables à la reproduction et à la vie de l'espèce, car nous ne pensons pas qu'elles soient beaucoup modifiées par les conditions d'élevage. Si l'espèce est rare dans la région, c'est donc que d'autres facteurs interviennent pour freiner son expansion.

Parmi ces facteurs nous retiendrons tout d'abord l'effet de groupe (GRASSÉ et CHAUVIN, 1944) : pour qu'une espèce survive dans un milieu donné, il doit exister un nombre minimum d'individus, sinon les femelles ont peu de chances d'être fécondées. Or les *Bellamya* sont des animaux vivipares à sexes séparés. On comprend alors très bien que sur des fonds où leur densité est très faible, un certain nombre de femelles adultes puissent rester vierges, ce qui limite évidemment l'expansion de l'espèce.

Un second facteur qui peut se combiner au premier est la prédation. Certains poissons du lac Tchad sont exclusivement malacophages *(Tetraodon fahaka)* et d'autres se nourrissent partiellement de mollusques *(Hyperopisus bebe, Synodontis clarias, Synodontis schall, Synodontis frontosus...)*. Si les gros *Tetraodon*

mangent surtout des individus de grande taille, les jeunes se nourrissent de mollusques plus petits (espèces de faible taille ou jeunes d'espèces plus grandes). Les jeunes *Bellamya* qui ont une coquille très fragile sont donc une proie facile pour certains poissons malacophages.

La combinaison de ces deux facteurs (prédation et effet de groupe) peut donc expliquer qu'une espèce comme *Bellamya* ne puisse que difficilement subsister dans la région de Bol, bien que le milieu ambiant soit favorable à son expansion. Une modification d'un de ces facteurs (prédation moins importante ou densité plus grande) rompant cet équilibre naturel, amènerait probablement l'espèce à se développer et à atteindre des densités beaucoup plus importantes.

Dans les caisses d'élevage, effet de groupe et prédation sont supprimés, ce qui pourrait expliquer l'augmentation rapide de la densité. A titre d'exemple si l'on introduit 20 *Bellamya* adultes dans une caisse de 0,25 m² de surface, la population s'élève à plus de 1000 individus 5 à 6 mois après. Pourtant, après avoir atteint des valeurs élevées, la densité reste approximativement constante. Ici interviennent d'autres phénomènes connus globalement sous le terme : effet de masse. Il existe d'abord un facteur alimentaire car la quantité de nourriture restant la même, on ne peut augmenter indéfiniment le nombre d'animaux qui s'en nourrissent. Une compétition alimentaire intervient donc entre les individus. D'autre part, dans de telles conditions, tous les animaux sont plus ou moins sous-alimentés, ce qui a pour conséquence une croissance moins rapide.

Bien que les élevages expérimentaux fassent pressentir l'influence de ces facteurs biologiques, il est difficile de faire la part de chacun d'eux sur la répartition des *Bellamya* dans le lac. Les recherches actuelles sur la prédation, par exemple, n'ont encore qu'un caractère qualitatif et ne permettent pas de chiffrer l'influence des prédateurs sur les populations de mollusques benthiques. Il faut cependant tenir compte de ces facteurs lorsqu'on veut étudier la répartition des espèces dans le lac. Dans un premier temps, les facteurs physico-chimiques conduisent à la délimitation de zones potentielles de répartition des espèces. Dans un second temps, les facteurs biologiques interviennent pour limiter leur densité.

B. ÉCOLOGIE ET BIOCÉNOTIQUE

Les démarches de la biocénotique et de l'écologie ne sont pas contradictoires mais complémentaires. La première, purement descriptive, consiste en la recherche de paramètres caractéristiques des peuplements. La seconde est causale et tend à expliquer la composition et la dynamique des peuplements. On peut ainsi comparer la biocénotique à une image instantanée de l'état du peuplement alors que l'écologie consiste à suivre et à interpréter le déroulement dans le temps ou dans l'espace d'une série d'instantanés.

1. Répartition et abondance des espèces.

Parmi les 11 espèces récoltées sur les fonds, 7 sont bien représentées (tabl. IV) les autres étant trop peu abondantes pour que leur présence ou leur absence

Tableau IV

Fréquence des espèces dans les prélèvements, et importance relative des effectifs de ces espèces, pour les missions de 1968 et 1970 sur l'ensemble du lac Tchad

1968 / Genres	Nombre de prélèvements où le genre est représenté	% par rapport au nombre total de prélèvements	Nombre d'individus récoltés	%
Bellamya.......	122	56	2034	10,3
Cleopatra......	155	72	4456	22,6
Melania.......	162	75	10034	50,9
Corbicula......	116	54	2658	13,6
Caelatura......	69	32	163	0,8
Pisidium.......	41	19	174	0,9
Byssanodonta...	34	16	186	0,9
Nb total de prélèvements.....	215	Total	19705	100
1970				
Bellamya.......	96	44,7	2144	11,2
Cleopatra......	159	74	3579	18,7
Melania.......	171	79,5	10570	55,3
Corbicula......	105	48,8	2462	12,9
Caelatura......	79	37	286	1,5
Pisidium.......	22	10	42	0,2
Byssanodonta...	20	9	39	0,2
Nb. total de prélèvements.......	215	Total	19122	100

dans les prélèvements soit significative (1). Les trajets effectués en 1968 et 1970 recoupant les différents biotopes du lac, les fréquences des espèces donnent une image approchée de la composition faunistique. Les *Melania* récoltés dans plus de 75 % des prélèvements représentent plus de 50 % des individus. Viennent ensuite par ordre d'importance, les *Cleopatra*, les *Bellamya*, les *Corbicula* et les *Caelatura*. *Pisidium* et *Byssanodonta* sont beaucoup plus rares et numériquement peu importants. On remarquera que les Prosobranches, bien que représentés par 3 espèces seulement, sont nettement dominants par rapport aux Lamellibranches et constituent l'essentiel de la faune malacologique (83 à 85 % respectivement en 1968 et 1970). Il est intéressant de constater d'autre part que les résultats obtenus en 1970 diffèrent peu des résultats de 1968, ce qui semble indiquer une certaine stabilité sur l'ensemble du lac.

Pour l'ensemble du lac, des cartes de répartition et d'abondance ont été établies pour les espèces les mieux représentées : *Cleopatra*, *Melania*, *Bellamya*, *Corbicula*.

Prosobranches.

Melania tuberculata (fig. 5).

Cette espèce est présente partout à l'exception du nord du lac où l'on a mis en évidence une barrière de salinité. Elle atteint cependant des densités plus élevées dans la zone centrale et dans le sud. On constate que les *Melania* sont mieux représentés en 1970 qu'en 1968 dans la zone est. Ce phénomène n'est pas la conséquence d'un changement d'itinéraire car les observations dans la région de Bol montrent qu'il y a eu durant ce laps de temps, et sur les fonds de vase, une prolifération des *Melania* aux dépens des *Cleopatra*. Cette modification des peuplements qui n'était pas localisée à Bol a donc intéressé une grande partie de l'archipel est.

Cleopatra bulimoides (fig. 6).

C'est à l'est de la Grande Barrière que cette espèce est la mieux représentée et atteint les densités les plus élevées. Elle est en régression en 1970 sur les fonds vaseux à l'est du lac.

Bellamya unicolor (fig. 7).

Aussi bien en 1970 qu'en 1968, ce mollusque est particulièrement abondant dans la zone centrale du lac, et plus rare à l'est et dans le sud. Il est pratiquement absent de la zone du delta et des régions directement soumises à l'influence du Chari. Nous avons discuté précédemment des raisons possibles de cette distribution : conductivité d'une part, facteurs biotiques d'autre part.

Bivalves.

— *Corbicula africana* (fig. 8).

Bien qu'on puisse la rencontrer sur tous les fonds, cette espèce préfère les fonds sableux. Elle est donc abondante au niveau du delta et dans toute la zone de pseudo-sable. On la retrouve cependant dans le bassin nord sur les affleurements dunaires sous-lacustres, et au niveau de la Grande Barrière.

— *Caelatura aegyptiaca.*

Ce mollusque de plus grande taille n'atteint jamais des densités élevées sur les fonds et il semble préférer les zones soumises à des faibles courants (argile granulaire et argile molle à Bol par exemple, ou zone de la Grande Barrière).

— *Pisidium pirothi.*

Ce mollusque de petite taille est peu abondant dans le lac, où il ne joue qu'un rôle très faible dans les biomasses. Il semblait être moins fréquent en 1970 qu'en 1968.

— *Byssanodonta parasitica.*

Cette espèce, qui se fixe par un byssus, exige un support solide. On la rencontre donc rarement sur les sédiments fins, mais elle peut être abondante sur l'argile granulaire ou sur les fonds couverts de gros fragments de rhizomes de *Papyrus*.

2. Les peuplements.

2.1 Délimitation des biotopes.

Chacune des tournées de prospection de 1968 et 1970 a permis d'effectuer 215 prélèvements sur divers types de fonds et dans les différentes régions du lac. La manipulation d'un si grand nombre de données a nécessité leur regroupement (tabl. V) en tenant compte de trois critères :

— la nature des fonds,

— les grands types de milieux (archipels, îlots bancs, eaux libres),

— la position géographique.

(1) C'est la cas des Lamellibranches de grande taille (*Mutela*, *Aspatharia*) pour lesquels la surface prospectée à chaque station n'est pas suffisante compte tenu de leur dispersion et de leur faible densité.

Fig. 5. — Répartition et abondance (nombre d'individus par m²) des *Melania tuberculata* dans le lac Tchad en 1968 et 1970.

Fig. 6. — Répartition et abondance (nombre d'individus par m²) des *Cleopatra bulimoides* dans le lac Tchad en 1968 et 1970.

Fig. 7. — Répartition et abondance (nombre d'individus par m²) des *Bellamya unicolor* dans le lac Tchad en 1968 et 1970.

Fig. 8. — Répartition et abondance (nombre d'individus par m²) des *Corbicula africana* dans le lac Tchad en 1968 et 1970.

Ce dernier facteur joue peut-être un rôle en lui-même, mais il peut également caractériser un ensemble de conditions écologiques prévalant dans une zone et dont les composantes ont échappé à nos moyens d'investigation.

Ce classement tient compte des différents facteurs écologiques que nous avons examinés précédemment, et en particulier de la nature des fonds et de la conductivité. D'autre part les positions géographiques (fig. 9) n'ont pas été délimitées au hasard, mais leurs limites correspondent à des changements faunistiques dans la composition des peuplements : raréfaction d'espèces abondantes dans les prélèvements précédents, apparition d'autres espèces, ou encore disparition de l'ensemble des espèces (entre la vase de la zone centrale et celle de la zone nord par exemple). Les peuplements de chaque biotope, présentent donc une certaine homogénéité quant à l'abondance et à la dominance des espèces.

Tableau V. Liste des biotopes

1. Sable (ensemble du lac)
2. Pseudo-sable (à l'ouest du delta)
3. Pseudo-sable de la Grande Barrière
4. Argile bleue (est)
5. Argile granulaire du sud
6. Argile granulaire du nord
7. Argile granulaire de la Grande Barrière
8. Argile granulaire de l'archipel est
9. Argile granulaire de l'archipel central
10. Tourbe de l'archipel est
11. Tourbe de la Grande Barrière
12. Tourbe des îlots bancs est
13. Tourbe des îlots bancs sud
14. Toube des îlots bancs des eaux libres de l'est
15. Vase bleue de la zone centrale
16. Vase de la zone nord
17. Vase de l'archipel central
18. Vase des eaux libres centrales
19. Vase de la Grande Barrière
20. Vase de la zone A
21. Vase de la zone B
22. Vase des îlots bancs du sud
23. Vase de l'archipel est (ouest de Bol)
24. Vase de l'archipel est (est de Bol)
25. Vase des îlots bancs est

Un certain nombre de biotopes pourront donc appartenir à une même zone géographique (fig. 14). Dans l'archipel central, par exemple, on pourra distinguer plusieurs biotopes en fonction de la nature des fonds (vase, argile granulaire, tourbe, etc.).

Fig. 9. — Localisation des grandes zones géographiques et des principaux biotopes retenus pour l'étude des peuplements en mollusques benthiques.

TABLEAU VI

Lac Tchad (1968). Densité moyenne ($\overline{X}$) en mollusques par prélèvements (0,54 m²) pour les différents biotopes prospectés, et erreur standard de la moyenne (e.s.)

Biotope		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	13	14	15	16	17	18	19	22	23	24	25
Nombre de prélèvements		23	11	4	7	24	16	2	5	1	5	2	8	3	9	9	12	22	17	6	14	6	8
Melania	$\overline{X}$	50,04	97,45	109,5	10	106,7	7,2	12	0,2	170	1,4	—	7,75	6	27,8	4,1	64,3	86,7	55,6	5	0,71	—	3,38
	e.s.	20,46	34,41	38,53	4,77	17,77	4,2		0,2		1,4		2,88	4,04	11,35	1,27	15,14	15,38	1,77	1,77	0,44		3,1
Cleopatra	$\overline{X}$	16,97	55,45	92,75	35	29,7	0,5	107,5	4,4	41	10,4	20	11,75	70,7	0,67	0,33	21,5	2,55	51,94	6,5	8,7	1	18
	e.s.	6,1	10,46	32,66	4,66	7,82	0,27	79,5	1,83		3,25		4,57	35,83	0,17	0,17	5,85	1,19	2,13	2,13	2,69		7,96
Bellamya	$\overline{X}$	9,3	0,18	127,25	0,14	2,1	2,5	24,5	2,4	94	1,6	3	4,5	1	11	0,44	39,8	11,55	13,65	0,83	1	—	1,38
	e.s.	6,08	0,18	43,92	0,14	0,62	1,71	19,5	1,91		0,51		0,67	1	7,46	0,24	16,84	2,55		0,48	0,29		0,73
Corbicula	$\overline{X}$	33,48	42,9	90	1,86	5,37	—	13	5,6	—	0,6	1,5	5,9	16	—	—	2,17	0,9	16,5	3,67	0,57	0,5	6,12
	e.s.	10,53	8,72	37,34	0,67	1,84			3,91		0,6		2,34	10,02			0,87	1,06		1,20	0,25		3,65
Caelatura	$\overline{X}$	0,7	0,55	6	0,86	1,91	—	1,5	0,4	4	0,6	0,5	—	—	—	—	2,17	0,14	0,94	1,33	0,29	—	0,13
	e.s.	0,42	0,31	2,83	0,46	0,47			0,24		0,4						0,97			0,61	0,12		
Pisidium	$\overline{X}$	3,35	3,45	1,75		—	0,3	—	—	1	0,2	—	—	—	—	—	1	—	0,94	—	—	—	1,38
	e.s.	1,08	1,56	0,63													0,59						0,82
Byssanodonta	$\overline{X}$	1,39	0,27	6,25	0,14	0,25	—	20	0,2	2	—	0,5	—	0,5	—	—	1,25	—	2,06	—	—	—	0,25
	e.s.	0,83	0,19	3,42													0,63						0,16

Tableau VII

Lac Tchad (1970)

Densité moyenne ($\overline{X}$) en mollusques par prélèvement (0,54 m²) pour les différents biotopes prospectés et erreur standard de la moyenne (e.s.)

Biotope		1	2	4	5	6	9	10	11	15	16	17	18	19	20	21	23	24	25
Nombre de prélèvements		11	27	10	16	11	2	15	4	5	7	30	11	9	3	4	14	20	13
Melania	$\overline{X}$	50	68	18,8	50,8	1	140	2,4	18,5	100,2	1,9	86	135,5	142,5	179,3	40,8	4,4	3,9	5,9
	e.s.	16,62	10,15	4,79					8,53	69,02	0,88	8,41	22,8	31,64	91,92	12,55	1,34	1,16	3,8
Cleopatra	$\overline{X}$	10,5	41,2	34,4	9,8	—	15,5	2,1	62,5	1,6	—	12,6	5,1	20,8	55,7	85	6,3	—	12,5
	e.s.	5,1	7,3	6,28	3,24		4,5	5,2	15,2	1,17		2,73	1,47	10,26	22,26	18,30	2,51		3,29
Bellamya	$\overline{X}$	5,5	0,26	0,5	0,6	0,1	93,5	0,27	34,5	21,8	—	22,5	55	3,5	92,7	2,5	0,9	0,05	0,8
	e.s.		0,10	0,31					14,38	9,05		4,19	18,4	1,9	39,47	2,18	0,39	0,05	0,23
Corbicula	$\overline{X}$	57,5	39,5	6	9,7	—		0,3	15	—	—	3,8	—	12,2	41,7	15,7	0,8	0,05	4,7
	e.s.	17,72	8,82	1,91					5,2			1,41		3,54	14,75	7,9	0,58	0,05	1,36
Caelatura	$\overline{X}$	5	1,2	1,6	1,5	—	1,5	0,2	3,5	—	—	0,4	—	6,8	14	4	0,3	0,05	0,2
	e.s.	2,83	0,31	0,53								0,13		1,53	3,06	2,12	0,13	0,05	0,17
Pisidium	$\overline{X}$	0,2	0,7	—	—	—	4,5	—	0,5	—	—	0,3	—	—	1		—	0,05	—
	e,s,		0,35															0,05	
Byssanodonta	$\overline{X}$	0,5	0,2	—	—	—	1,5	—	3	—	—	0,1	0,2	—	1,7	0,25	—	—	0,1
	e.s.																		

Tableau VIII

Bol (1970). Densité moyenne ($\overline{X}$) en mollusques par prélèvement (0,54 m²) et par type de fond et erreur standard de la moyenne (e.s.)

Genre / Type de Fond		*Cleopatra*	*Melania*	*Bellamya*	*Corbicula*	*Caelatura*	*Byssanodonta*	*Pisidium*	*Aspatharia*	*Mutela dubia*	*Mutela rostrata*
Argile molle	$\overline{X}$	26	0,18	0,37	2,94	0,87	0,06	0,06	0	0,37	0,06
	e.s.	5,78	0,1	0,18	0,56	0,2					
Argile granulaire	$\overline{X}$	120,12	0,62	1,37	8,31	1,69	6	0	0,12	0	0,2
	e.s.	26,88	0,22	0,33	1,7	0,28	2,45				
Sable	$\overline{X}$	5,5	4,78	0,29	0,43	0,29	0	0	0	0	0,21
	e.s.	1,83	2,16	0,16	0,14	0,16					
Vase	$\overline{X}$	1,74	10	0,34	0,45	0,07	0	0	0	0	0
	e.s.	0,43	1,73	0,1	0,12	0,05					
Tourbe	$\overline{X}$	13,42	3,54	0,11	0,19	0,08	0	0,03	0,03	0	0,03
	e.s.	2,83	1,41	0,06	0,08	0,05					

Tableau IX

Bol (1967). Densité moyenne par prélèvement (0,54 m²) et par type de fond (voir Dupont et Lévêque, 1968)

Genre / Type de fond	*Cleopatra*	*Melania*	*Bellamya*	*Corbicula*	*Caelatura*	*Byssanodonta*	*Pisidium*	*Aspatharia*	*Mutela*
Argile molle.	60,8	1	1,55	33,15	5,5	8,4	2,85	0,15	0,15
Argile granulaire....	18,6	0,5	7,4	31,2	2	48,6	1,5	0,1	0,1
Sable.......	0,5	3,75	0,5	1,25	0,25	0	13	0	—
Vase.......	3,6	0,3	0,65	0,25	0	0,075	0	0	—
Tourbe.....	18,8	2,4	2,55	0,15	0,1	—	—	1,75	—

De cette manière, 22 types de biotopes ont été retenus pour la mission de 1968 et 18 pour celle de 1970. L'effectif moyen par espèce et par prélèvement a été calculé pour chacun des biotopes à partir des relevés des stations qui lui appartiennent (Tabl. VI et VII).

Dans la région de Bol où nous sommes dans une zone homogène (archipel est), la nature des fonds est le seul critère de délimitation des peuplements (Tabl. VIII et IX).

2.2. Comparaison des peuplements.

Selon sa composition faunistique, le peuplement d'un biotope peut être voisin ou différent de celui d'un autre biotope. Mais ceci n'est qu'une impression subjective que l'on peut quantifier en utilisant un coefficient d'affinité cénotique qui indiquera le degré de similitude entre les peuplements. De nombreuses formules ont été proposées pour évaluer la similitude entre relevés. On peut les classer en 2 catégories :

celles qui tiennent compte uniquement de la présence ou de l'absence des espèces dans les relevés, et celles qui se basent sur l'abondance ou la dominance des espèces.

Dans le cas des mollusques benthiques du lac Tchad, où le nombre d'espèces est relativement faible, ce sont surtout les rangs et les effectifs des espèces qui sont à prendre en considération pour comparer les peuplements. L'emploi du coefficient de Bravais-Pearson qui utilise au maximum les données quantitatives dont on dispose, paraît être le meilleur moyen de comparaison. Ce coefficient, qui varie de +1 à —1, a l'avantage de pouvoir être testé et l'on peut ainsi savoir si les relations que l'on a calculées sont statistiquement significatives pour un seuil de probabilité donné. Cependant, le calcul du coefficient de Bravais-Pearson nécessite l'utilisation de données normalisées, ce qui oblige à une transformation préalable.

Normalisation des données.

Le choix d'une transformation des données consiste à rechercher le meilleur changement d'échelle possible de manière à ce que la distribution des effectifs par es pèce, se rapproche le plus d'une distribution normale.

Un certain nombre de transformations normalisantes sont utilisées en écologie : log X, log (X+1), $\sqrt{X}$, $\log^2 X$, etc. En essayant ces différentes transformations on peut retenir celle qui fournit le meilleur alignement par la méthode des probits (SOUTHWOOD, 1962) en calculant, pour chaque transformation, la corrélation entre les probits des fréquences cumulées et les données transformées. Si le coefficient se rapproche de 1, la distribution est approximativement normale.

Dans le cas des populations de mollusques benthiques du lac Tchad, la meilleure normalisation des données paraît être la transformation log (X+1). Ce type de transformation est également recommandé dans le cas où la constante b de la loi de Taylor est comprise entre 1 et 2, ce qui est le cas ici.

Dans la pratique, les données ne seront en réalité, qu'approximativement normalisées. Il en résulte que les valeurs du coefficient de corrélation correspondant à un seuil de probabilité donnée, ne devront pas être considérées comme des limites strictes, mais plutôt comme des points de repère dans l'interprétation des matrices de corrélation.

Pour comparer les peuplements entre eux, 7 espèces ont été retenues parmi lesquelles on peut distinguer deux groupes. Le premier renferme trois Prosobranches *(Melania, Cleopatra, Bellamya)* et un Lamellibranche *(Corbicula)*. Ces quatre espèces sont généralement bien représentées et peuvent atteindre des densités élevées lorsque les conditions écologiques sont favorables. Le deuxième groupe est constitué par les autres Lamellibranches *(Byssanodonta, Caelatura* et *Pisidium)* dont la densité est toujours faible et qui ne sont présents que dans un nombre restreint de prélèvements. Il n'a pas été tenu compte des Lamellibranches de grande taille *(Mutela, Aspatharia)* qui sont relativement rares et pour lesquels la surface prospectée à chaque station n'est pas suffisante pour que leur absence dans les prélèvements soit significative.

Les noyaux de similitude entre relevés ont été recherchés par la méthode des dendrogrammes.

2.3. AFFINITÉS ENTRE LES PEUPLEMENTS DES DIVERS BIOTOPES.

a) *Région de Bol.*

On dispose dans cette région des résultats de deux missions effectuées à 3 ans d'intervalle (janvier 1967 et janvier 1970). Pour chacun des biotopes (définis ici par la nature du fond) on connaît l'effectif moyen de chaque espèce pour une surface de 0,54 m² correspondant à un prélèvement (tabl. 8 et 9). Pour apprécier la similitude entre les relevés moyens de chaque biotope, et pour chacune des missions, les coefficients de corrélations ont été calculés entre les effectifs transformés des relevés moyens (tabl. XII et fig. 10).

En 1967, la corrélation est fortement significative entre la tourbe et la vase; à un degré moindre, mais de manière assez nette par rapport aux autres résultats, il existe également une bonne corrélation entre l'argile molle et l'argile granulaire. Les peuplements des fonds de sable sont au contraire très différents de ceux de l'ensemble des autres biotopes.

En 1970, les résultats sont assez différents des précédents. Les plus fortes corrélations s'observent entre l'argile molle et l'argile granulaire, ainsi qu'entre le sable et la tourbe, et le sable et la vase. La corrélation entre la vase et la tourbe est nettement moins bonne qu'en 1967. A noter également que les peuplements du sable ont des affinités assez fortes avec ceux des autres fonds.

L'impression générale qui se dégage lorsqu'on compare les deux matrices de corrélation (tabl. XII), est que les peuplements sont beaucoup moins diversifiés en 1970 qu'en 1967 : pas de corrélation négative, mais au contraire beaucoup de fortes corrélations en 1970.

Ces modifications résultent de changements parfois importants survenus dans les peupements des divers biotopes de cette région, durant la période 1967-1970 (LÉVÊQUE, en préparation). Ainsi, pour les peuplements de la vase, qui avaient une structure assez voisine de ceux de la tourbe en 1967 (forte corrélation), les *Melania*, en 1970, ont supplanté les *Cleopatra* alors que cette dernière espèce est restée dominante dans la tourbe.

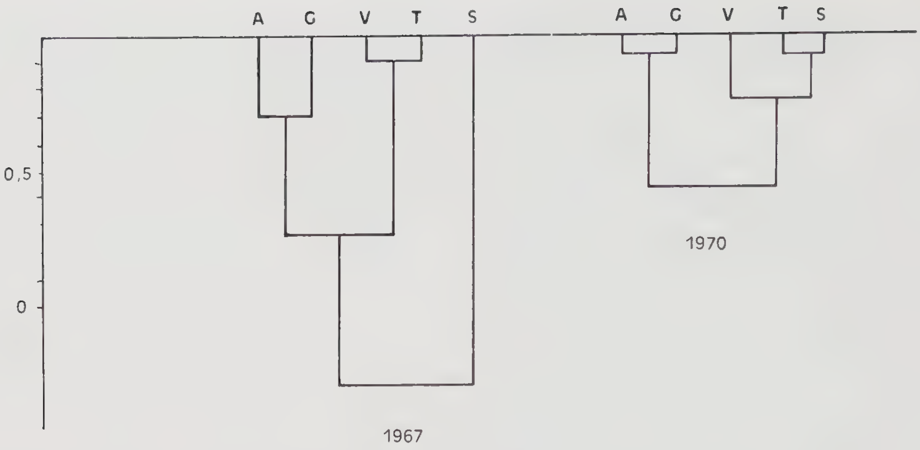


Fig. 10. — Interprétation des matrices de corrélation entre peuplements par la méthode des dendrogrammes. (Peuplement moyen par type de fond, région de Bol en 1967 et 1970).

TABLEAU XII

Matrice de similitude entre relevés moyens par biotope à Bol.

I — Mission de 1967
II — Mission de 1970

A : argile molle, G : argile granulaire, S : sable, T : tourbe, V : vase

Seuils de signification r > 0,950 pour p = 0,001
r > 0,874 p = 0,01
r > 0,754 p = 0,05

I

	A	G	S	T	V
A	1	0,702	— 0,382	0,273	0,561
G		1	— 0,621	— 0,082	0,256
S			1	0,107	— 0,263
T				1	0,903
V					1

II

	A	G	S	T	V
A	1	0,915	0,600	0,709	0,145
G		1	0,495	0,623	0,055
S			1	0,902	0,868
T				1	0,654
V					1

D'autre part, entre 1967 et 1970, la densité de certaines espèces s'est fortement réduite sur certains fonds. C'est le cas en particulier des *Byssanodonta* sur fond d'argile granulaire, des *Pisidium* sur fond de sable et d'argile molle, et, à un degré moindre, des *Corbicula.* Il en résulte en 1970 une plus forte corrélation entre l'argile molle et l'argile granulaire, ainsi qu'entre ces deux fonds et la tourbe.

Un des faits les plus marquants, est cependant le changement survenu dans les peuplements du sable. On peut proposer une explication à ce sujet : du fait de la baisse assez importante du niveau du lac, compte tenu de la profondeur entre 1967 et 1970, les zones de sable qui sont généralement des franges côtières étroites, se sont fortement rétrécies. La partie qui subsiste, en contact direct avec la tourbe est celle qui subit le plus la contamination des peuplements de la tourbe, ce qui expliquerait l'affinité entre les deux fonds. Les zones de sable seraient en quelque sorte réduites à un écotone, c'est-à-dire à une zone de transition avec la tourbe, et ses espèces habituelles (*Melania* en 1967) seraient mélangées aux espèces venues de la tourbe. D'autre part la diminution dans le sable en 1970 de la densité des *Pisidium* et des *Corbicula,* vient renforcer l'affinité entre les deux fonds.

Comparaison des relevés entre 1967 et 1970.

La comparaison des effectifs moyens par prélèvement, pour un même type de fond, et à 3 ans d'intervalle, permet d'apprécier la stabilité des peuplement (tabl. XIII). Le coefficient de corrélation n'est fortement significatif que pour la tourbe (p = 0,01), ce qui signifie que les peuplements de ce type de fond sont identiques en 1967 et 1970. Pour l'argile molle, ce coefficient n'est plus significatif qu'au seuil p =

0,05 car la densité moyenne des *Corbicula* et des *Pisidium* a fortement diminué de 1967 à 1970.

TABLEAU XIII

Similitude entre les relevés de 1967 et 1970 pour un même type de fond, à Bol

Fonds	A	G	S	T	V
r	0,854	0,652	0,016	0,924	0,320

Enfin, pour les trois autres types de fonds le coefficient de corrélation n'est plus significatif. Les peuplements de ces fonds ont donc subi d'importantes modifications, en particulier pour le sable et la vase.

b) *Ensemble du lac.*

L'interprétation de la matrice de corrélation (tabl. XIV) calculée à partir des relevés des 18 biotopes retenus pour la mission de 1970, met en évidence 4 groupes de peuplements (fig. 11) pour un seuil de signification supérieur à $p = 0,01$.

— Groupe 1 : 6, 16, 23, 24.

Ce sont les biotopes du nord et de l'est, très pauvres en mollusques et à dominante de *Melania*.

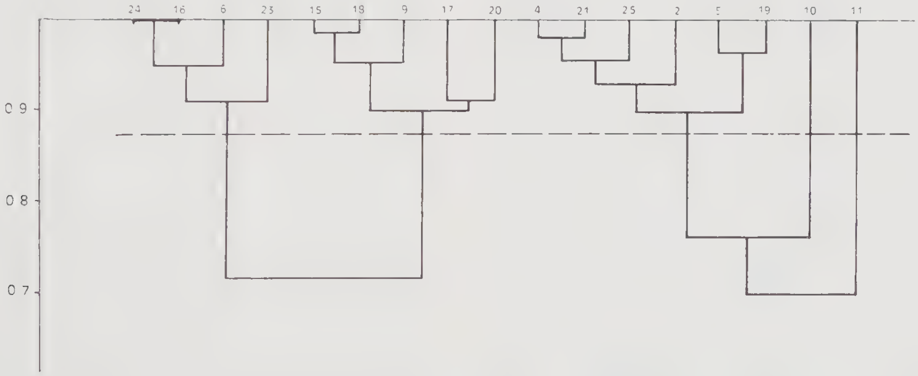


Fig. 11. — Interprétation de la matrice de corrélation entre peuplements par la méthode des dendrogrammes (Peuplement moyen par biotope, ensemble du lac en 1970).

— Groupe 2 : 9, 15, 17, 18, 20

Ces peuplements appartiennent aux biotopes de la zone centrale sauf le biotope 20 situé dans la Grande Barrière.

— Groupe 3 : 2, 4, 5, 19, 21, 25

Tous ces biotopes sont situés à l'est de la Grande Barrière.

— Groupe 4 : les biotopes 10 et 11 qui n'ont aucune affinité entre eux ni avec les autres groupes, correspondent aux fonds de tourbe.

Cette analyse des similitudes entre relevés, permet donc de mettre en évidence la différence entre les peuplements de la zone centrale et ceux des biotopes situés à l'est de la Grande Barrière. Si l'on se reporte aux cartes de distribution et d'abondance des espèces, on constate en effet que les *Bellamya* à l'inverse des *Cleopatra*, sont abondants dans la zone centrale et rares ailleurs. D'autre part les *Corbicula* et les *Caelatura* sont généralement plus abondants dans les zones est et sud que dans la zone centrale. La Grande Barrière constitue donc une ligne de démarcation géographique entre deux grands ensembles de peuplements.

On note également que les biotopes de l'extrême nord et de l'extrême est ont une grande affinité entre eux, surtout en raison de leurs faibles densités en mollusques. Enfin, les fonds de tourbe sont les seuls à présenter un peuplement nettement individualisé par rapport aux autres biotopes.

Comparaison des relevés entre 1968 et 1970.

A partir des prélèvements effectués dans les mêmes biotopes et à deux ans d'intervalle, nous avons pu comparer les peuplements entre eux, afin de vérifier si des modifications étaient intervenues (tabl. XV). De manière générale, il existe une grande similitude entre les relevés des deux années, le coefficient de corrélation étant fortement significatif. Il est cependant un peu moins bon pour les fonds de sable, et les fonds d'argile granulaire du nord, tout en restant significatif pour le seuil $p = 0,05$.

TABLEAU XV

Coefficients de corrélation entre les effectifs moyens des relevés de 1968 et 1970, pour le même type de biotope et pour l'ensemble du lac Tchad.

Seuils de signification $r > 0,950$ pour $p = 0,001$
$r > 0,875$ $p = 0,01$
$r > 0,754$ $p = 0,05$

1	2	4	5	6	10	16	17	25
0,846	0,979	0,961	0,956	0,882	0,943	0,973	0,963	0,929

TABLEAU XIV

Coefficients de corrélation entre les peuplements des principaux biotopes du lac Tchad (résultats de 1970)

p = 0,001 : r >0,950
p = 0,01 : r >0,875
p = 0,05 : r >0,754

	2	1	4	5	6	9	10	11	24	23	25	19	18	16	15	17	20	21
2	1	0,863	0,941	0,951	0,500	0,188	0,700	0,592	0,542	0,767	0,933	0,860	0,325	0,550	0,346	0,625	0,658	0,916
1		1	0,777	0,902	0,531	0,222	0,410	0,646	0,537	0,665	0,777	0,885	0,434	0,525	0,469	0,691	0,842	0,813
4			1	0,929	0,515	0,356	0,867	0,700	0,544	0,818	0,950	0,905	0,450	0,555	0,439	0,697	0,728	0,981
5				1	0,709	0,371	0,640	0,594	0,732	0,890	0,862	0,966	0,521	0,742	0,560	0,751	0,776	0,900
6					1	0,712	0,250	0,250	0,960	0,916	0,363	0,729	0,795	0,941	0,829	0,760	0,589	0,422
9						1	0,402	0,521	0,622	0,675	0,298	0,488	0,961	0,617	0,937	0,847	0,636	0,326
10							1	0,725	0,255	0,616	0,863	0,635	0,386	0,278	0,310	0,569	0,541	0,862
11								1	0,181	0,505	0,807	0,652	0,624	0,195	0,539	0,780	0,864	0,791
24									1	0,903	0,370	0,736	0,705	1,000	0,797	0,706	0,616	0,438
23										1	0,695	0,886	0,753	0,910	0,795	0,848	0,706	0,741
25											1	0,80	0,406	0,382	0,368	0,689	0,727	0,962
19												1	0,623	0,698	0,653	0,810	0,866	0,895
18													1	0,698	0,987	0,933	0,777	0,437
16														1	0,786	0,706	0,492	0,441
15															1	0,786	0,754	0,410
17																1	0,911	0,699
20																	1	0,787
21																		1

3. Caractéristiques des peuplements.

3.1. Distribution des organismes.

Étudier la distribution des organismes, c'est étudier leur répartition spatiale dans le milieu où ils vivent. Dans ce but, on prélève une série d'échantillons sur lesquels on calcule, pour chaque espèce, l'effectif moyen ($\bar{X}$) et la variance (S^2). D'après la relation entre la moyenne et la variance, on distingue 3 types principaux de distribution, et certains auteur (Débauche 1958, 1962, Greig Smith, 1964) ont employé le quotient $\frac{\text{variance}}{\text{moyenne}}$ ou variance relative (λ^2) comme indice de dispersion.

— Si les organismes sont répartis au *hasard*, les effectifs des échantillons suivent une distribution de Poisson caractérisée par $S^2 = \bar{X}$. On aura donc $\lambda^2 = 1$

— Lorsque $S^2 < \bar{X}$ il y a moins de différence que dans le cas précédent entre les effectifs de chaque échantillon, et les organismes ont une répartition plus régulière. C'est la distribution *uniforme* avec $\lambda^2 < 1$.

— Lorsque $S^2 > \bar{X}$, il y a plus de différence entre les effectifs de chaque échantillon que dans le cas d'une distribution au hasard. Les organismes ont tendance à se grouper : c'est la distribution en *agrégats* avec $\lambda^2 > 1$.

Plus les organismes auront tendance à se grouper et plus l'écart entre la moyenne et la variance sera grand.

C'est ce dernier type de distribution qui est le plus fréquent dans la nature, les agrégats pouvant eux-mêmes être distribués au hasard. En réalité, et compte tenu des conditions d'échantillonnage, on obtient rarement, dans le cas d'une distribution au hasard, une variance relative égale à 1. Différentes méthodes ont été proposées pour déterminer dans quelles limites ce coefficient sera significativement différent de 1.

— Méthode directe (Andrewartha et Birch, 1954).

L'écart sera significatif pour une probabilité de 0,05 quand :

$$\lambda^2 \quad 1 > 2\sqrt{\frac{2n}{(n-1)^2}}$$

où n est le nombre de prélèvements.

Par exemple si

n = 20 l'écart sera significatif pour $\lambda^2 > 1,67$
n = 200 — — $\lambda^2 > 1,20$

— Méthode du χ^2 (Débauche, 1958, 1962-Greig Smith, 1965).

L'écart d'une distribution observée avec une distribution de Poisson est donné par

$$\chi^2 = \frac{(X-\bar{X})^2}{\bar{X}} = \frac{(X-\bar{X})^2\,(n-1)}{\bar{X}\,(n-1)} = \frac{S^2}{\bar{X}}\,(n-1)$$

Par exemple si,

n = 20 l'écart sera significatif pour $\lambda^2 > 1,58$
n = 200 — — $\lambda^2 > 1,17$

En certains endroits du lac, et à différentes époques, des séries de 20 à 30 prélèvements ont été effectuées à la benne d'Ekman (30 cm de côté) sur des surfaces restreintes (quelques dizaines de m^2). Chaque coup de benne ayant été traité isolément, nous avons pour chaque série, calculé l'effectif moyen par espèce et par prélèvement et la variance relative correspondante (tabl. XVI, XVII, XVIII), on constate que la variance relative est toujours significativement différente de 1 chez deux espèces : *Cleopatra* et *Melania*. Au contraire, chez les autres espèces étudiées ici *(Corbicula, Caelatura, Byssanodonta, Bellamya)*, la variance relative est tantôt inférieure, tantôt supérieure à sa valeur significative, et dans ce dernier cas, ne s'en éloigne généralement pas beaucoup.

Si l'on effectue les mêmes observations sur des séries de prélèvements (0,54 m^2 chacun) effectués sur 5 types de fonds à Bol et sur une surface plus importante (20 km^2), les constatations précédentes restent valables (tab. XIX). Cependant, les variances relatives sont beaucoup plus élevées que précédemment pour les *Cleopatra* et les *Melania*.

Les Lamellibranches benthiques du lac Tchad *(Corbicula, Caelatura, Byssanodonta)* et les *Bellamya* ont ainsi une distribution assez voisine d'une distribution au hasard. Par contre, les Prosobranches *(Melania, Cleopatra)* ont une tendance modérée à s'agréger sur de petites surfaces, mais l'agrégation est beaucoup plus nette lorsqu'on s'adresse à des surfaces plus importantes. En d'autres termes, la densité de ces deux espèces varie d'autant plus d'un point de prélèvement à un autre, que la surface prospectée est plus grande.

D'un point de vue pratique, on peut donc admettre que quelques prélèvements à la benne suffisent à une bonne estimation de la densité des individus dans une station, mais qu'il faut multiplier les stations lorsqu'on veut estimer correctement la biomasse d'une zone importante.

L'utilisation de la variance relative pour déterminer le type de distribution spatiale des organismes présente cependant quelques inconvénients.

— Dans le cas d'une distribution uniforme ou au hasard, la surface (ou le volume) d'échantillonnage a peu d'importance. Il n'en est pas de même pour une distribution en agrégats où la variance relative dépend de l'importance de la surface des prélèvements

Tableau XVI

Effectif moyen ($\overline{X}$), variance (S^2), et variance relative (λ^2) pour chaque espèce et pour quelques séries de prélèvements effectuées à Bol (Station 3) sur l'argile granulaire

Date		4-69	5-69	7-69	8-69	10-69	12-69	1-70	2-70
Nombre de prélèvements		30	33	30	30	25	28	25	22
Cleopatra	$\overline{X}$	20,5	19,6	19	20,2	33,4	50,4	61,6	49,3
	S^2	51,1	102,9	78,4	63,1	63,1	421	524,8	300,8
	λ^2	2,5	5,2	4,1	3,1	3,1	8,4	8,5	6,1
Corbicula	$\overline{X}$	1,9	1,9	1,16	1,8	12	4,44	3,6	1,18
	S^2	2,5	2,8	1,04	1,82	32,3	8,1	5	1,48
	λ^2	1,32	1,50	0,89	1,01	2,7	1,40	1,40	1,26
Byssanodonta	$\overline{X}$	1,5	0,52			3,1	5,1	5,8	0,91
	S^2	2,6	0,45			5,7	15,7	13,7	0,94
	λ^2	1,73	0,87			1,84	3,20	2,36	1,03

Tableau XVII

Effectif moyen ($\overline{X}$), variance (S^2) et variance relative (λ^2) pour chaque espèce et pour quelques séries de prélèvements effectuées à Baga-Kawa (Station 3) sur sable vaseux

Date		6-69	7-69	8-69	10-09	12-69	1-70
Nombre de prélèvements		20	20	20	20	20	20
Cleopatra	$\overline{X}$	37,9	48,7	38,2	26,2	18,6	19,1
	S^2	154,3	384,3	201,9	31,7	44,1	49,9
	λ^2	4,1	7,9	5,3	1,21	2,4	2,6
Melania	$\overline{X}$		36	36,9	36	13,1	11,8
	S^2		225,3	422,9	345,7	54,7	32
	λ^2		6,3	11,5	9,6	4,2	2,7
Bellamya	$\overline{X}$	10,9	15,3	3	2,9	1,6	2,8
	S^2	26,1	61,9	7,1	2,3	1,9	2,9
	λ^2	2,4	4	2,4	0,8	1,19	1,04
Corbicula	$\overline{X}$		91,5	96,4	85,2	41,2	22
	S^2		207,9	345,9	228,7	126,9	48,3
	λ^2		2,3	3,6	2,7	0,95	1,2
Caelatura	$\overline{X}$		1,7	1,9	2,1	0,95	1,2
	S^2		2,3	3,7	3,7	1,4	1,6
	λ^2		1,35	1,95	1,76	1,17	1,33

Tableau XVIII

Effectif moyen ($\overline{X}$) variance (S^2) et variance relative (λ^2) pour chaque espèce et pour quelques séries de prélèvements effectuées à Baga-Kawa (Station 1) sur fond de sable

Date		4-69	6-69	8-69	10-69	12-69	1-70
Nombre de prélèvements		20	20	20	20	20	20
Cleopatra	$\overline{X}$	46,2	27,2	10,6	26,2	16,8	12,3
	S^2	222,5	59,1	25,9	75,8	61,5	23,9
	λ^2	4,8	2,2	2,4	2,9	3,7	1,94
Melania	$\overline{X}$	16,4	72,2	18,7	26,6	8	4,9
	S^2	196,9	481	43,4	108,9	23,7	7,9
	λ^2	4,2	6,7	2,3	4,1	2,9	1,6
Corbicula	$\overline{X}$	81,6	80,2	6,9	6,7	4,1	12,3
	S^2	307	318	8,1	13,4	6,1	23,9
	λ^2	3,8	4	1,17	2	1,5	1,94

par rapport à la surface et à la dispersion des agrégats. On peut aisément le démontrer, par exemple en groupant les échantillons 2 par 2, ou 4 par 4, ce qui revient à doubler ou à quadrupler la surface échantillonnée.

On constate généralement (tabl. XVI, XVII, XVIII et XIX) que lorsque l'effectif moyen ($\overline{X}$) par échantillon augmente, la variance relative augmente également. D'autre part lorsque l'effectif moyen est faible, la variance relative n'est pas significativement

différente de 1. On peut donc trouver, pour une même espèce, une distribution au hasard pour des effectifs moyens faibles, et une distribution en agrégats pour des effectifs moyens plus élevés (*Byssanodonta* et *Corbicula* à Bol, *Bellamya* à Baga-Kawa 3, etc.).

TABLEAU XIX

Valeurs de l'effectif moyen ($\overline{X}$) de la variance (S^2) et de la variance relative (λ^2) pour chaque espèce et pour les prélèvements (0,54 m²) effectués dans la région de Bol sur divers fonds (1970)

Fond		Argile molle	Argile granulaire	Sable	Vase	Tourbe
Nombre de prélèvements		16	16	14	38	26
Cleopatra	$\overline{X}$	26	120	5,5	1,7	13,4
	S^2	535,33	11559,45	47,04	6,90	208,73
	λ^2	20,6	96,2	8,6	4	15,6
Melania	$\overline{X}$	0,19	0,78	4,8	10	3,5
	S^2	0,16	0,78	65,1	113,94	51,53
	λ^2	0,86	1,25	13,6	11,4	14,6
Bellamya	$\overline{X}$	0,38	1,37	0,3	0,35	0,11
	S^2	0,52	1,71	0,37	0,30	0,1
	λ^2	1,4	1,25	1,3	0,9	0,9
Corbicula	$\overline{X}$	3	8,3	0,43	0,15	0,2
	S^2	4,99	46,09	0,26	0,52	0,16
	λ^2	1,7	5,5	0,6	1,2	0,8
Caelatura	$\overline{X}$	0,87	1,7	0,3	0,07	0,08
	S^2	0,65	1,29	0,37	0,07	0,07
	λ^2	0,74	0,77	1,3	0,96	0,87

Surfaces de prélèvement et effectifs moyens sont évidemment deux facteurs interdépendants étant donné que l'effectif moyen augmente avec la surface échantillonnée, pour une même densité d'organismes sur le fond.

D'après TAYLOR (1961) il existe pour chaque espèce, entre S^2 et $\overline{X}$, une relation de la forme.

$$S^2 = a\overline{X}^b \text{ ou } \lambda^2 = a\overline{X}^{(b-1)}$$

qui peut s'écrire $\log S^2 = \log a + b \log \overline{X}$

où a et b sont des constantes de la population étudiée.

— b correspond à la pente de la droite et représente donc l'accroissement de S^2 en fonction de $\overline{X}$. On peut donc considérer cette constante comme l'indice d'agrégation, caractéristique de l'espèce étudiée

Si $S^2 = \overline{X}$ on a $b = 1$

Si $S^2 > \overline{X}$, S^2 est d'autant plus grand que $\overline{X}$ est plus grand et $1 < b \rightarrow \infty$

Si $S^2 < \overline{X}$, $1 > b \rightarrow 0$

a est l'ordonnée à l'origine

Si $S^2 = \overline{X}$, $\log a = 0$ et $a = 1$

Si $S^2 > \overline{X}$ ou $S^2 < \overline{X}$, on aura pour $\overline{X} = 1$:
$\log \overline{X} = 0$ et $\log S^2 = \log a$

a correspond donc à la variance d'une série d'échantillons de mêmes dimensions et dont l'effectif moyen est égal à 1. Cette constante peut donc prendre des valeurs supérieures ou inférieures à 1, suivant le mode de distribution pour $\overline{X} = 1$. Or nous avons vu que ce mode de distribution peut être fonction de la dimension des prélèvements. a est donc une constante qui dépend à la fois des conditions d'échantillonnage (dimensions des prélèvements) et du type de dispersion des organismes. Taylor la définit d'ailleurs comme « Sampling or computing factor ».

Les constantes a et b ont été calculées pour chaque espèce et chaque localité à partir des données des tableaux XVI, XVII et XVIII (tabl. XX et fig. 12). C'est chez *Cleopatra* et *Melania* que b atteint les valeurs les plus élevées, ce qui indique une plus grande tendance à l'agrégation que chez les Lamellibranches *(Corbicula, Caelatura, Byssanodonta)* où b est plus faible. Ces conclusions confirment les résultats précédents. On peut remarquer que pour une même espèce, b n'a pas la même valeur dans chaque localité. Les raisons nous en échappent mais il est certain que localement, la microhetérogénéité ou le modelé des fonds peuvent, par exemple, influer sur la distribution des organismes.

Pour Bol (tabl. XXI et fig. 13), et pour l'ensemble du lac (tabl. XXII et fig. 14), à partir des prélèvements effectués dans les principaux biotopes, a et b ont été également calculées. Les mêmes conclusions que ci-dessus s'en dégagent, bien que b puisse changer de valeur entre Bol et l'ensemble du lac.

En conclusion, les mollusques du lac Tchad présentent une tendance modérée à s'agréger, surtout les Prosobranches, très mobiles, alors que les Lamellibranches moins mobiles ont une distribution spatiale qui se rapproche d'une distribution au hasard.

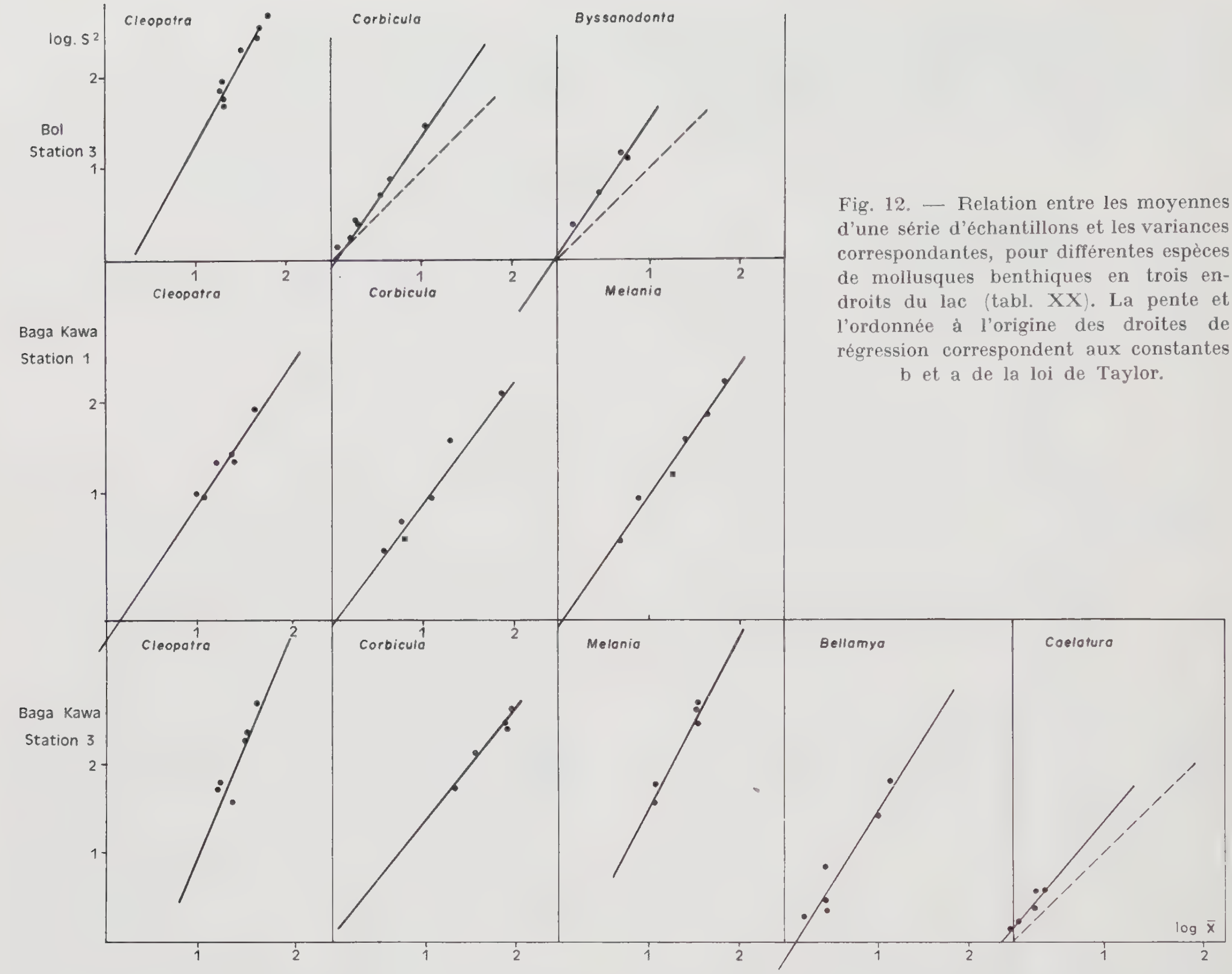


Fig. 12. — Relation entre les moyennes d'une série d'échantillons et les variances correspondantes, pour différentes espèces de mollusques benthiques en trois endroits du lac (tabl. XX). La pente et l'ordonnée à l'origine des droites de régression correspondent aux constantes b et a de la loi de Taylor.

3.2. Distribution d'abondance — Loi de Motomura.

Motomura (1932) a remarqué que dans une communauté en équilibre, les effectifs des espèces se distribuent selon une loi de progression géométrique :

$$X_i = X_1 m^{i-1} \text{ ou } \log X_i = \log X_1 + (i-1) \log m$$

où X_i est l'effectif de l'espèce de rang i, avec i = 1 pour l'espèce la plus abondante.

Rappelons que les espèces sont rangées selon leurs effectifs décroissants. m est appelée constante de Motomura ou constante de milieu car sa valeur caractérise le biotope étudié. C'est l'antilogarithme de la pente de la droite de régression de log X_i en i lorsqu'on porte les rangs des espèces en abscisse et les logarithmes des effectifs en ordonnée.

L'ajustement de la loi de Motomura aux données récoltées peut être testé par la valeur absolue du coefficient de corrélation de Bravais-Pearson entre i et log X_i. Nous admettrons (Inagaki, 1967, Daget et Lévêque, 1969) que la loi de Motomura est approximativement vérifiée lorsque la valeur absolue du coefficient de corrélation est supérieure à 0,95, qu'elle l'est assez bien lorsque le coefficient est supérieur à 0,98 et rigoureusement lorsque le coefficient est supérieur à 0,99.

Une première étude des peuplements en mollusques des divers types de fonds de la région de Bol avait montré (Daget et Lévêque, 1969), que les effectifs des mollusques benthiques suivent la loi de Motomura. Cette étude a été reprise afin de vérifier si la loi de Motomura restait valable pour l'ensemble des biotopes du lac, et pour la région de Bol, en 1970.

Vingt valeurs du coefficient de corrélation comprises entre 0,898 et 0,993 ont été obtenues (tabl. XXIII). La loi de Motomura est rigoureusement vérifiée pour 2 biotopes (argile bleue de l'est et vase de l'archipel central) (fig. 15).

Elle l'est assez bien pour 4 autres biotopes et

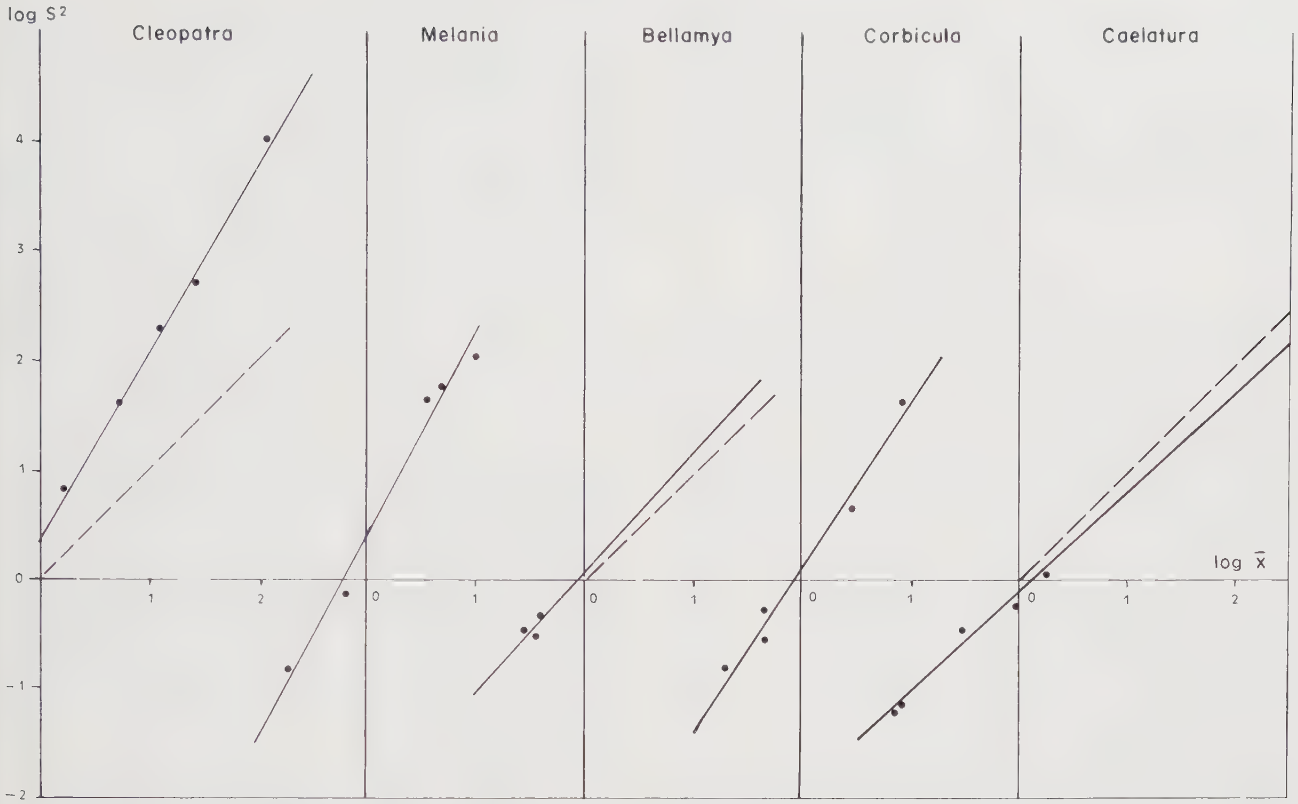


Fig. 13. — Relation entre les moyennes d'une série d'échantillons effectués sur un même type de fond, et les variances correspondantes (5 types de fonds à Bol en 1970, tabl. XXI).

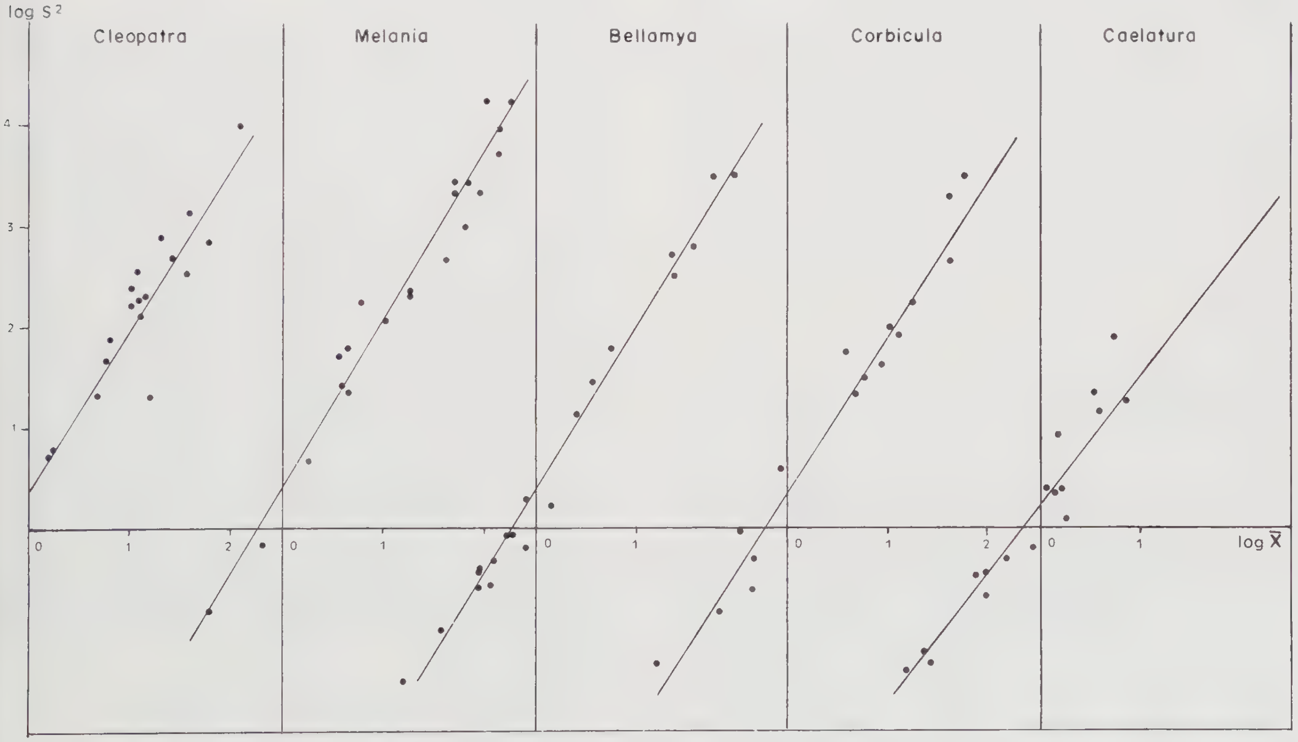


Fig. 14. — Relation entre les moyennes des relevés effectués dans un même biotope et les variances correspondantes (ensemble du lac Tchad en 1970, tabl. XXII).

approximativement pour 10 autres. Par contre, pour 4 biotopes, la loi de Motomura est moins bien vérifié (Pseudo-sable, sable à Bol, tourbe à Bol et dans l'archipel est). On peut donc admettre, avec une approximation suffisante, que les effectifs de mollusques benthiques du lac Tchad, se distribuent selon une loi de progression géométrique.

Tableau XX

Valeurs des constantes a et b de la loi de Taylor pour n séries de prélèvements et pour chaque espèce en trois endroits du lac. r est le cœfficient de corrélation

Genre / Lieu du prélèvement		*Cleopatra*	*Melania*	*Bellamya*	*Corbicula*	*Caelatura*	*Byssanodonta*
Baga Kawa Station 1	r	0,943	0,989		0,987		
	a	0,668	0,830		0,835		
	b	1,48	1,46		1,38		
	n	6	6		6		
Baga Kawa Station 3	r	0,89	0,977	0,964	0,986	0,976	
	a	0,027	0,285	0,67	1,164	1,49	
	b	2,42	1,96	1,62	1,20	1,2	
	n	6	5	6	5	5	
Bol Station 3	r	0,973			1		0,995
	a	0,333			0,97		1,118
	b	1,799			1,4		1,49
	n	8			8		6

Tableau XXI

Valeurs des constantes a et b de la loi de Taylor et du coefficient de corrélation, pour chaque espèce, en fonction des 5 types de fond de la région de Bol (résultats de 1970)

	Cleopatra n = 5	*Melania* n = 5	*Bellamya* n = 5	*Corbicula* n = 5	*Caelatura* n = 5
a	2,317	2,748	1,205	1,297	0,792
b	1,730	1,835	1,118	1,509	0,915
r	0,998	0,987	0,986	0,987	0,989

Tableau XXII

Valeurs des constantes a et b de la loi de Taylor et du coefficient de corrélation en fonction des principaux biotopes de l'ensemble du lac (résultats de 1970)

	Cleopatra n = 20	*Melania* n = 22	*Bellamya* n = 20	*Corbicula* n = 18	*Caelatura* n = 18
a	2,465	2,742	2,594	2,547	1,803
b	1,612	1,652	1,629	1,56	1,29
r	0,904	0,985	0,991	0,941	0,947

Cette distribution des effectifs serait, selon Motomura, une conséquence de la lutte pour la vie des espèces vivant dans le même milieu. L'espèce la plus abondante serait celle qui, dans le milieu étudié, aurait la plus grande puissance dans la lutte pour la vie. D'après Inagaki (1967), cette loi n'est valable que si la forme de vie et la taille des espèces n'est pas trop différente. C'est le cas pour nos mollusques, à l'exception peut être des *Pisidium* dont la taille est nettement inférieure à celle des autres espèces. D'autre part cette loi ne serait vérifiée en toute rigueur que s'il y a

— équilibre entre les espèces en concurrence,

— homogénéité écologique des constituants de la population,

— utilisation suffisante de l'espace.

Si l'on admet que ces deux dernières conditions sont vérifiées, on peut donc supposer dans le cas présent, que la population n'est pas en équilibre lorsque la loi n'est pas vérifiée et que l'on se situe donc dans une période de remaniement du peuplement. A l'appui de cette hypothèse, nous avions en 1967 à Bol, un coefficient de corrélation de 0,956 pour la tourbe et 0,967 pour le sable alors qu'ils ne sont plus respectivement que de 0,921 et de 0,898 en 1970. De même, pour le pseudo-sable, le coefficient de corrélation était de 0,957 en 1968. Or les études dans la région de Bol, ont montré que depuis 1967, les peuplements ont évolué, et que les *Melania* en particulier ont remplacé les *Cleopatra* sur les fonds de vase. Cette évolution n'est peut-être pas achevée sur certains fonds dont les peuplements ne sont donc pas en équilibre. Ceci expliquerait que la loi de Motomura n'y soit pas vérifiée.

Un des intérêts de ces lois de distribution d'abondance des espèces dans un milieu donné, est de pouvoir définir des nomocénoses que l'on pourra caractériser par 3 paramètres (Daget, Lecordier, Lévêque 1972).

le nombre des espèces constituantes

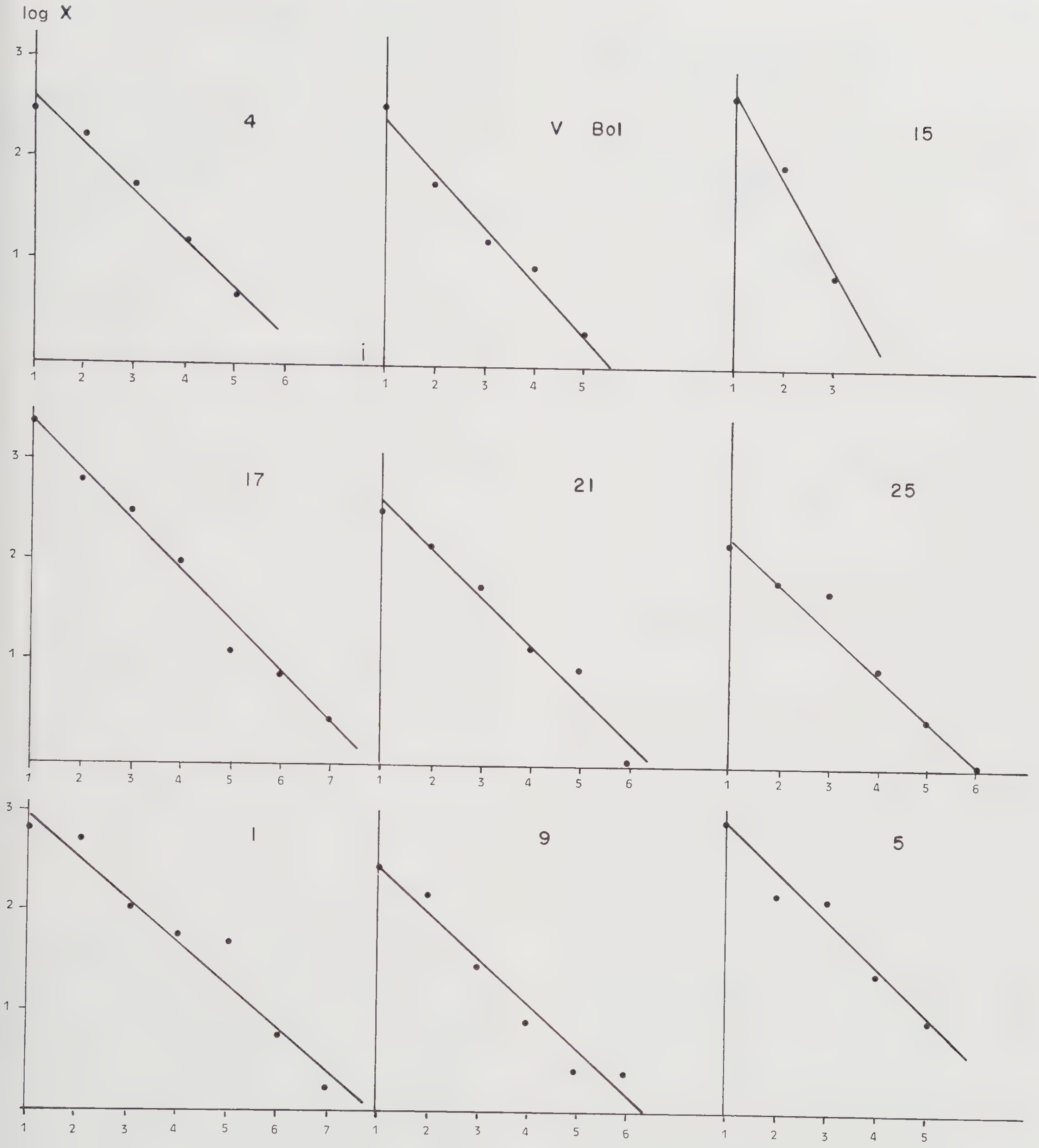


Fig. 15. — Droites de Motomura relatives aux effectifs des espèces pour 9 biotopes du lac Tchad. Rang des espèces en abcisses et log. des effectifs en ordonnées. Les numéros correspondent aux biotopes (tabl. V).

TABLEAU XXIII

Valeur du coefficient de corrélation (r) entre les rangs des espèces et les effectifs, et constante de Motomura (m) pour chacun des grands biotopes du lac Tchad (1970) et de la région de Bol (1970)

Biotopes	Surface prospectée en m²	Densité par m²	r	m	Nombre d'espèces
A à Bol	8	61,6	0,952	0,417	7
G à Bol	8	277	0,968	0,414	6
T à Bol	13	34,8	0,921	0,374	6
S à Bol	7	23	0,898	0,488	5
V à Bol	19	25	0,988	0,290	5
1	5,5	258,4	0,970	0,381	7
2	13,5	301,8	0,948	0,325	7
4	5	122,2	0,993	0,335	5
5	8	144,9	0,975	0,336	5
9	1	513	0,973	0,354	6
10	7,5	30,7	0,932	0,353	5
11	2	275	0,970	0,472	7
17	15	251,5	0,990	0,313	7
18	5,5	391,6	0,971	0,108	4
19	4,5	371,3	0,957	0,424	5
20	1,5	772	0,963	0,410	7
21	2	296,5	0,980	0,329	6
23	7	25,1	0,969	0,454	5
25	6,5	48,5	0,981	0,347	6

— la constante de milieu (m) qui correspond alors à un indice de diversité

— la densité du peuplement.

On pourra ainsi parler (tabl. XXIII) pour les mollusques, de la nomocénose de la vase de Bol par exemple, constituée de 5 espèces, de diversité (m) 0,290, et d'une densité de 25 individus par m². Si l'on admet d'autre part, que la hiérarchisation des fonctions remplies par les espèces est un phénomène général pour les mollusques étudiés ici, le fait d'observer une loi de distribution dans un peuplement sera une preuve que l'on a bien échantillonné un seul biotope et que la population était en équilibre à l'époque des prélèvements. Inversement, si la loi n'est pas vérifiée, c'est qu'on a échantillonné des peuplements différents ou que la population est en cours d'évolution.

En fait, les études sur la distribution des effectifs dans les peuplements sont encore trop peu nombreuses pour que l'on puisse tester la valeur des hypothèses précédentes. De telles études nécessitent

— des prélèvements dans des peuplements homogènes

— une bonne estimation des effectifs de chaque espèce.

Ce dernier point implique généralement un assez grand nombre de prélèvements, en particulier lorsque la densité est faible et que la distribution des organismes se rapproche du type en agrégats. Quoiqu'il en soit, les résultats que l'on possède actuellement tendent à prouver que les lois de distribution d'abondance ne sont pas une simple vue de l'esprit, mais qu'elles s'appliquent plus ou moins rigoureusement à diverses populations animales. D'autres recherches dans ce sens devraient permettre d'envisager ou non leur généralisation et leur significaion.

3.3. Espèces caractéristiques de biotopes.

Lorsqu'on compare les relevés de plusieurs biotopes, on constate parfois que certaines espèces sont présentes dans certains biotopes et toujours absentes dans d'autres. Ce sont des espèces dites caractéristiques. Cependant peu d'espèces ont une distribution aussi nette. Par exemple, si l'on effectue plusieurs prélèvements dans deux biotopes différents, une même espèce peut être présente dans la majorité des prélèvements appartenant au 1er biotope, et dans quelques prélèvements seulement du 2e biotope. Le problème est donc de rechercher les espèces qui ont une probabilité élevée (on peut en déterminer le seuil) de se trouver dans un biotope (ou d'en être absente).

La recherche de ces espèces caractéristiques peut se faire par la méthode de l'écart réduit (Bonnet,

1964) dont le principe est le suivant : sur un total de N prélèvements, le biotope Y est représenté dans A prélèvements et l'espèce X dans B prélèvements. D'autre part, l'espèce X est présente dans C prélèvements du faciès Y. On veut alors déterminer si C est voisin, ou au contraire s'il s'écarte significativement, de la valeur qu'il aurait s'il y avait indépendance entre les distributions de X et Y.

Dans le cas de l'indépendance, la probabilité de rencontrer X dans un prélèvement est $P_{1X} = \frac{A}{N}$, celle de rencontrer Y est $P_{1Y} = \frac{B}{N}$. La probabilité de présence simultanée de X et Y dans un prélèvement est de présence simultanée de X et Y dans un prélèvement est $P_{XY} = \frac{AB}{N^2}$ soit pour N prélèvements, $\frac{AB}{N}$.

Si l'on compare le nombre calculé P au nombre observé C, on aura :

— C = P : il y a indépendance entre X et Y, le nombre de coïncidences étant celui que donne une distribution au hasard.

— C<P : X et Y sont en coïncidence moins souvent que s'ils se distribuaient au hasard. Il y a incompatibilité entre X et Y d'autant plus grande que |C-P| est plus grand.

— C>P : le nombre de coincidences constatées est supérieur au nombre calculé. Il y a donc affinité entre X et Y, d'autant plus grande que |C-P| est plus grand.

L'avantage de la méthode est de pouvoir tester la différence C-P en calculant $t = \frac{C-P}{\sigma}$, σ étant l'écart type de la différence, et t, l'écart réduit ; σ est donné par la formule :

$$\sigma = \sqrt{\frac{A\,(N-A)\,B\,(N-B)}{N^2}}$$

Pour connaître la probabilité d'affinité de X et Y, il suffit alors de consulter une table des écarts réduits.

La méthode de l'écart réduit a été utilisée pour rechercher les espèces caractéristiques des divers types de fonds de la région de Bol (mission de 1970) (tabl. XXIV et XXV). Les résultats sont exprimés en fonction de divers seuils de probabilité. Pour une probabilité p = 0,001, on constate que les *Byssanodonta* et les *Bellamya* sont seulement caractéristiques des fonds d'argile granulaire. Il en est de même des *Melania* pour la vase, alors que *Corbicula* et *Caelatura* sont à la fois caractéristiques de l'argile granulaire et de l'argile molle.

Pour deux fonds, le sable et la tourbe, il n'existe pas d'espèces caractéristiques par leur présence et les *Corbicula* seulement sont absentes significativement de la tourbe pour p = 0,001. On peut donc considérer que ces deux derniers fonds n'ont aucune dominante particulière, favorisant ou défavorisant la présence des mollusques benthiques. Ce sont en quelque sorte des milieux neutres dans lesquels la présence ou l'absence des espèces est simplement due au hasard. A l'inverse, la présence dans l'argile granulaire, de 4 espèces caractéristiques, sur les 6 étudiées ici, indique l'existence de conditions particulièrement favorables au développement de ces espèces.

Pour l'ensemble des biotopes déterminés lors de la mission de 1970 sur l'ensemble du lac, les espèces caractéristiques (tabl. XXVI) ont été recherchées par la même méthode. Pour une probabilité p = 0,01, *Melania* n'est caractéristique d'aucun biotope. C'est en effet une espèce largement répandue et dont la présence n'est pas significative dans un biotope. On remarquera que *Bellamya* est caractéristique de 3 biotopes de la zone centrale, là où sa densité de répartition est la plus forte. Les *Corbicula* sont également caractéristiques de 3 biotopes : l'argile bleue, le sable et le pseudo-sable, et les *Caelatura* de 2 biotopes : vase de la Grande Barrière et sable. On constate que beaucoup de biotopes ne possèdent pas d'espèces caractéristiques par leur présence.

Comme à Bol, on peut considérer que ces biotopes ne sont pas particulièrement favorables au développement des différentes espèces de mollusques, leur présence étant alors simplement due au hasard.

4. Liaisons interspécifiques.

L'étude du degré d'affinité entre les espèces permet de les regrouper uniquement d'après leurs fréquences dans les différents prélèvements. Elle admet donc comme postulat, que les espèces dont les effectifs varient conjointement ont des exigences écoogiques communes. Mais ceci n'est qu'une présomption et les tests mathématiques n'apportent aucune certitude quant à la nature et la validité des affinités observées. Ils permettent simplement de constater que les effectifs des espèces varient ou non, avec la même intensité, en fonction des prélèvements étudiés.

Le coefficient de Bravais-Pearson a été utilisé pour rechercher ces affinités, après transformation préalable des effectifs en log (X+1). L'interprétation des données a été faite par la méthode des dendrogrammes.

Dans la région de Bol, en 1970, à partir des effectifs moyens pour les 5 types de fonds, on observe une très forte affinité entre *Corbicula* et *Caelatura* (tabl. XXVII, fig. 16), et pour une corrélation un peu moins forte, un groupe constitué par *Corbicula*, *Caelatura*, *Cleopatra* et *Byssanodonta*. Les trois autres espèces étudiées ont peu d'affinité entre elles et avec le noyau précédent.

Les quatre espèces ayant une forte affinité, sont

Tableau XXIV

Valeurs de C-P et de l'écart réduit, t, pour chaque espèce, en fonction des divers types de fonds étudiés à Bol (1970)

Type de fond / Genre		A	G	S	V	T
Melania	C-P	—7	—3	—1,7	10,2	1,7
	t	4,52	1,93	1,16	4,85	0,94
Cleopatra	C-P	3,2	2,2	2,8	—10,4	3,2
	t	2,16	1,48	2,00	5,2	1,8
Bellamya	C-P	—0,5	7,5	—0,5	—5,3	—4,3
	t	0,30	4,52	0,57	2,12	2,15
Corbicula	C-P	7,3	6,3	—0,7	—1,7	—7,5
	t	3,95	3,40	0,40	0,76	3,36
Caelatura	C-P	5,5	9,5	—0,9	—8,7	—5,3
	t	3,31	5,70	0,57	3,89	2,65
Byssanodonta	C-P	—0,7	9,3	—1,5	—4,15	—2,8
	t	0,61	8,09	1,38	2,68	2,03

Tableau XXV

Espèces caractéristiques des 5 types de fonds de la région de Bol (1970)

+ présence
— absence
∓ p = 0,05
∓ ∓ p = 0,01
∓ ∓ ∓ p = 0,001
∓ ∓ ∓ ∓ p = 0,0001

Fond / Genre	A	G	S	V	T
Melania	— — — —	—		+ + + +	
Cleopatra	+		+	— — — —	
Bellamya		+ + + +		—	—
Corbicula	+ + + +	+ + +			— — —
Caelatura	+ + +	+ + + +		— — —	— —
Byssanodonta		+ + + +		— —	—

TABLEAU XXVI

Espèces caractéristiques des biotopes prospectés en 1970, sur l'ensemble du lac

* présence — ** p = 0,01
– absence — *** p = 0,001
* p = 0,05 — **** p = 0,0001

Biotopes	1	2	4	5	6	8	10	11	15	16	17	18	19	20	21	23	24	25
Melania				*	- - - -					*	*						-	- -
Cléopatra		***			- - - -					- - - -	**						- - - -	
Bellamya		*			-		-	*	*	-	****	***	**				- - -	
Corbicula	**	****	***		- - -		- -	*	-	- -		* - -				-	- -	*
Caelatura	**	*	*		- -		-			-		- -	****	*	**		- -	
Pisidium		**				****												
Byssanodonta	*					****								***				

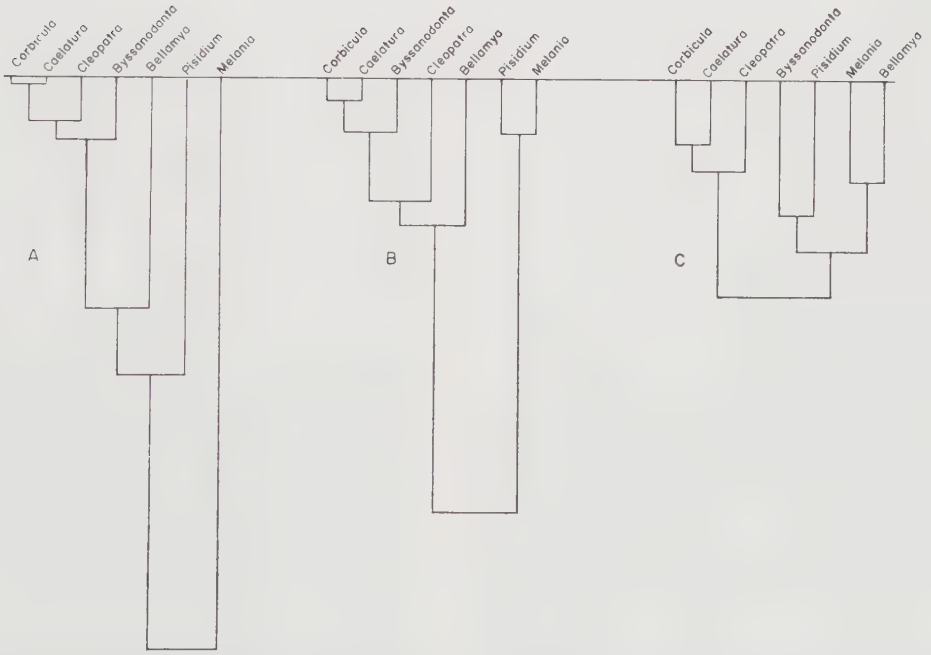


Fig. 16. — Interprétation des matrices de corrélations interspécifiques par la méthode des dendrogrammes.
A. — Bol 1970 — B. — Bol 1967 — C. — Ensemble du lac 1970.

Tableau XXVII

Matrice de corrélations interspécifiques (Bol 1970)

	Melania	*Cleopatra*	*Bellamya*	*Corbicula*	*Caelatura*	*Pisidium*	*Byssanodonta*
Melania	1	—0,876	—0,211	—0,819	—0,833	—0,583	—0,496
Cloepatra		1	0,556	0,862	0,890	0,229	0,801
Bellamya			1	0,154	0,181	0,023	0,464
Corbicula				1	0,978	0,114	0,823
Caelatura					1	0,021	0,867
Pisidium						1	0,356
Byssanodonta							1

Tableau XXVIII

Matrice de corrélations interspécifiques (Bol 1967)

	Melania	*Cleopatra*	*Bellamya*	*Corbicula*	*Caelatura*	*Pisidium*	*Byssanodonta*
Melania	1	—0,380	—0,336	—0,377	—0,293	0,844	—0,509
Cleopatra		1	0,574	0,633	0,740	—0,322	0,587
Bellamya			1	0,573	0,380	—0,253	0,797
Corbicula				1	0,942	0,068	0,928
Caelatura					1	0,095	0,770
Pisidium						1	—0,125
Byssanodonta							2

abondantes dans l'argile granulaire et dans l'argile molle, mais sont par contre plus rare sur les autres fonds. De même, les *Melania* qui ont de fortes corrélations négatives avec les autres espèces, ne sont abondantes que dans la vase et rares ailleurs.

La recherche des liaisons interspécifiques, dans la même région, et à partir des résultats de 1967 aboutit à des conclusions un peu différentes (tabl. XXVIII et fig. 16). On observe toujours la forte liaison entre *Corbicula* et *Caelatura*, mais il y a deux groupes d'espèces ayant une grande affinité : *Corbicula*, *Caelatura*, *Byssanodonta* et *Melania*, *Pisidium*. Les *Cleopatra* et *Bellamya* se rattachent au premier groupe avec une corrélation nettement en dessous du seuil de signification pour $p = 0,05$.

Pour l'ensemble du lac, les résultats de 1970 mettent en évidence pour toutes les espèces, des corrélations plus fortes que dans la région de Bol (tabl. XXIX et fig. 16). On distingue cependant 3 groupes d'organismes ayant des corrélations supérieures au seuil $p = 0,01$. Le premier groupe est constitué par *Corbicula*, *Caelatura* et *Cleopatra* qui sont surtout abondants à l'est de la Grande Barrière. Le second groupe comprend *Bellamya* et *Melania*, et le troisième *Byssanodonta* et *Pisidium*.

On aboutit donc, pour les trois études, à des conclusions assez différentes. Il y a cependant une constante qui est la forte affinité entre *Corbicula* et *Caelatura*. Ces deux Lamellibranches exigent en effet les mêmes types de sédiments. A ces deux espèces on peut rattacher les *Cleopatra* (avec moins de netteté). Cette dernière espèce vit indifféremment sur plusieurs types des fonds, mais atteint sa plus grande densité là où les *Corbicula* et les *Caelatura* sont les

TABLEAU XXIX

Matrice de corrélations interspécifiques (ensemble du lac, 1970)

r > 0,708 0 = 0,0001
r > 0,590 p = 0,01
r > 0,468 p = 0,05

	Melania	*Cleopatra*	*Bellamya*	*Corbicula*	*Caelatura*	*Pisidium*	*Byssanodonta*
Melania	1	0,551	0,715	0,436	0,551	0,417	0,327
Cleopatra		1	0,357	0,751	0,731	0,318	0,523
Bellamya			1	0,101	0,376	0,589	0,707
Corbicula				1	0,816	0,78	0,363
Caelatura					1	0,312	0,557
Pisidium						1	0,677
Byssanodonta							1

plus abondants. Les autres liaisons interspécifiques observées ne paraissent pas devoir être retenues puisque, selon le lieu, ou la date, elles ne se vérifient pas toujours.

Cet exemple permet de rappeler qu'il faut se garder de prendre à la lettre les résultats des traitements mathématiques. Ces derniers ne font que mettre en évidence des dominantes, à partir d'un instantané des peuplements représenté par les prélèvements. Il reste au biologiste à interpréter les résultats, à vérifier leur bien-fondé, soit par des recoupements, soit par une analyse plus détaillée. Ainsi, l'affinité constatée entre deux espèces en un endroit donné, peut n'être qu'une simple coïncidence dans le temps surtout, mais aussi dans l'espace et il convient alors de vérifier si cette affinité reste valable en d'autres temps et en d'autres lieux.

C. BIOMASSES

Outre la satisfaction de l'esprit que peut procurer au chercheur la quantification de l'ensemble de ses observations sur un milieu, l'étude des biomasses se révèle indispensable lorsqu'on cherche à estimer la productivité d'un écosystème et à établir l'importance des divers groupes d'organismes dans l'évolution de cet éco-système. Rappelons à ce propos que notre travail se situe dans le cadre d'un programme plus vaste, dont le but, à long terme, est l'étude de la productivité du lac Tchad et des relations trophiques entre les organismes qui y vivent. L'estimation des biomasses en mollusques benthiques constitue donc un élément de ce programme collectif.

1. Méthodologie.

La surface des zones géographiques définies précédemment (fig. 14) a été déterminée par planimétrie. La surface réelle d'eau libre (tabl. XXX) correspond à la surface de ces zones diminuée de la surface des îles et des îlots bancs qui les occupent. Une carte établie par DUPONT (1971), donne les pourcentages d'eau libre pour les différentes régions du lac, ce qui facilite le calcul. La surface du lac a pu être estimée de cette façon à environ 24 000 km² dont 19 000 km² d'eau libre.

Dans certaines zones géographiques (Grande Barrière, Archipel central, etc.) plusieurs biotopes avaient été définis en fonction de la nature des fonds. L'espacement des prélèvements, et l'absence de cartographie précise ne permettant pas de connaître la proportion relative des divers sédiments d'une zone, on a pris pour référence la région de Bol pour laquelle ces proportions avaient été déterminées (DUPONT et LÉVÊQUE, 1968) : 64 % de vase, 16 % de tourbe, 11 % d'argile granulaire. Cependant dans les zones d'îlots bancs où les débris végétaux sont plus abondants qu'à Bol, la proportion de la tourbe a été estimée à 20 %. D'autre part, comme dans le cas de la Grande Barrière, par exemple, où on n'a observé que 3 types de sédiments (vase, tourbe, argile granulaire), on a estimé que l'argile granulaire et la tourbe occupaient respectivement 11 % et 16 % de la surface d'eau libre, et que le reste était constitué par de la vase.

Une fois la surface des biotopes ainsi déterminée, et connaissant pour chacun d'eux la densité moyenne par prélèvement (0,54 m²), on a calculé l'effectif

TABLEAU XXX

Estimation des surfaces occupées par les divers biotopes et estimation de la surface disponible pour les mollusques benthiques dans chacun de ces biotopes

Biotopes	2	3	4	5	6	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
Surface occupée (km^2)....	2370	60	910	1140	1070	720	3410	2030	3220	1960	310	330	1450	1750	2480	1430
Surface disponi- (km^2)....	2289,5	60	910	952	765,4	651,6	2316,6	1501,1	3220	1568	244,9	260,7	1131	1120	1310,9	917,6
%	11,9	0,31	4,73	4,95	3,98	3,39	12,05	7,81	15,75	8,16	1,27	1,36	5,88	5,83	6,82	4,77

total (stock) de chaque espèce par biotope. Les biomasses (poids alcoolique, coquilles comprises) correspondent à ces effectifs multipliés par le poids alcoolique moyen d'un individu.

Précisons que pour l'Archipel est, on a utilisé les résultats des missions à Bol (1967 et 1970) pour calculer l'effectif global de cette zone. En effet la topographie des fonds est assez complexe dans cette région, et les prélèvements effectués au cours des missions sur l'ensemble du lac concernent essentiellement la vase de l'Archipel est, qui est, comparativement aux autres fonds, un milieu relativement pauvre. La région de Bol qui occupe une position centrale dans cet archipel a donc été considérée comme caractéristique et on a extrapolé les résultats à l'ensemble de la zone.

Les résultats ainsi obtenus sont, bien entendu, des estimations qui présentent un certain nombre d'incertitudes :

- sur la densité moyenne des espèces par prélèvement,
- sur les limites des différents biotopes,
- sur la surface d'eau libre à l'intérieur des biotopes,
- sur l'homogénéité des biotopes,
- sur le poids moyen d'un individu.

Compte tenu de ces réserves, il ne faudra donc pas s'attacher à la valeur formelle des chiffres, mais y voir simplement des ordres de grandeur, à partir desquels on pourra dégager un certain nombre de tendances générales.

2. Estimation des biomasses de la région de Bol.

On a utilisé dans cette région, en 1970, les méthodes qui furent employées en 1967 (DUPONT et LÉVÊQUE, 1968). L'effectif total de chaque espèce (tabl. XXXI) a été calculé à partir de la densité moyenne par prélèvement (0,54 m^2) et par type de fond, et de la surface occupée par chacun de ces fonds. Si l'on compare ces résultats à ceux de 1967, on constate qu'un certain nombre de modifications se sont produites, ce qui était d'ailleurs prévisible d'après les observations précédentes.

Les faits les plus marquants sont l'augmentation spectaculaire de l'effectif des *Melania* qui résulte essentiellement de leur prolifération sur les fonds de vase où cette espèce a supplanté les *Cleopatra*, et la diminution générale des petits Lamellibranches (*Corbicula*, *Pisidium* et *Byssanodonta*). L'effectif des Prosobranches par rapport à l'effectif total passe en effet de 53,5 % en 1967 à 92,7 % en 1970. Notons que les *Cleopatra*, bien qu'en régression dans la vase, restent cependant l'espèce la plus abondante de la zone étudiée (64 % de l'effectif total) en raison de leur très forte densité sur les fonds d'argile granulaire. En ce qui concerne l'importance relative de chacun des fonds, et comme en 1967, l'argile granulaire supporte plus de la moitié du stock de mollusques benthiques, malgré sa surface proportionnellement faible (11 % de la surface totale). Mais la vase occupe la seconde place en 1970 (30 % du stock) au détriment de la tourbe (10,7 %) qui s'est appauvrie.

Les résultats généraux concernant les effectifs se vérifient lorsqu'on étudie les biomasses (tabl. XXXII) Les Prosobranches sont encore l'élément dominant (84,1 % de la biomasse totale en 1970 contre 76 % en 1967), mais les *Bellamya* ne jouent plus qu'un rôe réduit en 1970 (7 % de la biomasse contre 36 % en 1967) alors que l'importance relative des *Melania* s'est accrue (18,9 % en 1970 contre 3 % en 1967. D'autre part les fonds d'argile granulaire (59,6 % de la biomasse totale) sont toujours les plus riches en mollusques benthiques et l'importance des fonds de vase dans la répartition des biomasses (27,6 % en 1970) a augmenté par rapport à 1967.

Tableau XXXI

Effectif total de chaque espèce sur les divers types de fond dans la région de Bol (résultats de 1970). Les chiffres indiqués sont à multiplier par 10^4

	Surface occupée (en ha)	*Cleopatra*	*Melania*	*Bellamya*	*Corbicula*	*Caelatura*	*Byssanodonta*	*Pisidium*	*Mutela*	*Aspatharia*	Total	%	Biomasse moyenne par ha
Argile molle.....	25	1203,7	8,7	17,1	136,1	40,3	2,8	2,8	19,9	—	1431,4	1,3	57,3
Argile granulaire	244	54276,9	280,6	618,5	3754,6	763,6	1333,3	—	90,4	54,3	61172,2	56,9	250,7
Sable.....	43	438	380,6	23	34,2	23	—	—	16,8	—	915,6	0,9	21,3
Vase.....	1396	4498,1	25851,9	879,4	1163	180,9	—	—	—	—	32573,3	30,2	23,3
Tourbe...	356	8847,2	2333,3	745	125	52,8	—	19.8	19,8	19,8	11490,2	10,7	32,3
Total.....	2064	69263,9	28855,1	1610,5	5212,9	1060,6	1336,1	22,6	146,9	74,1	107852,7		
%		64,4	26,8	1,5	4,8	1	1,2	0,02	0,14	0,07		100	

Malgré les profondes modifications survenues dans les peuplements, la biomasse totale de la région de Bol, estimée à environ 157 tonnes en 1970 (poids alcoolique, coquilles comprises) ne diffère pas sensiblement, de celle de 1967 (171 tonnes) compte tenu des sources d'erreurs que contiennent les estimations.

En conclusion, à l'étude des biomasses de la région de Bol, on constatera qu'un certain nombre de résultats obtenus en 1967 restent valables en 1970 : dominance des *Cleopatra*, importance des fonds d'argile granulaire. On a cependant assisté durant cet intervalle de 3 ans, à une forte régression de l'effectif des petits lamellibranches et à une très nette augmentation de l'importance des *Melania*. D'autre part les fonds de vase sont maintenant plus riches qu'en 1967, bien que leur biomasse moyenne reste faible (23,3 kg/ha).

3. Estimation des biomasses pour l'ensemble du lac.

Chacune des missions de 1968 et 1970 n'a pas couvert l'ensemble des biotopes définis précédemment mais la grande majorité de ces derniers. C'est pourquoi on a d'abord effectué une estimation de l'effectif en mollusques des zones prospectées au cours de chaque mission (tabl. XXXIII et XXXIV). Un certain nombre de caractères communs peuvent être dégagés, et tout d'abord la dominance des Prosobranches et en particulier des *Melania* (53,8 % de l'effectif total en 1968 et 60,9 % en 1970) que laissaient prévoir la grande répartition de cette espèce et sa densité généralement élevée (fig. 5). Comme à Bol, les Lamellibranches ne jouent qu'un rôle secondaire dans la composition numérique du stock (environ 13 % en 1968 et 10 % en 1970), les *Corbicula* étant les mieux représentés. Les effectifs des *Pisidium* et des *Byssanodonta* sont pratiquement négligeables par rapport à l'effectif total.

Chez les Prosobranches, les *Cleopatra* sont beaucoup plus abondants que les *Bellamya* en 1968, alors que les effectifs des deux espèces sont pratiquement identiques en 1970. La forte augmentation de la densité des *Bellamya* dans les eaux libres centrales, et le remplacement des *Cleopatra* par les *Melania* en certains endroits de la zone est, paraît être la raison essentielle de cette modification.

L'examen de la répartition des effectifs en fonction des biotopes fait apparaître que 50 % de l'effectif total se répartit entre deux biotopes : le pseudo-sable et les eaux libres centrales, qui représentent moins de 30 % de la surface totale d'eau libre. Si l'on ajoute les zones de la Grande Barrière et de l'Archipel central aux 2 biotopes précédents, on a alors plus des 3/4 de l'effectif total du lac qui est concentré sur 45 % de l'espace disponible. Schématiquement, on peut ainsi considérer que les mollusques sont concentrés au maximum dans la zone de la Grande Barrière et les régions adjacentes (pseudo-sable, zone centrale) et que leur densité diminue considérablement vers les extrémités nord, sud et est du lac.

Tableau XXXII

Biomasse moyenne (en kg) de chaque espèce sur les divers types de fonds de la région de Bol (résultats de 1970)

	Cleopatra	*Melania*	*Corbicula*	*Caelatura*	*Bellamya*	*Pisidium*	*Byssanodonta*	Total	%
Argile molle.	1841,7	10,4	49	957,1	153,9	0,1	0,2	3012,4	1,7
Argile granulaire......	83043,7	333,9	1351,6	18135,5	5566,5	—	106,7	108537,9	59,6
Sable........	670,1	452,9	12,3	546,3	207	—	—	1886,6	1,1
Vase........	6882,1	30763,8	418,7	4296,4	7914,6	—	—	50275,6	27,6
Tourbe......	13536,2	2776,6	45	1254	652,5	1	—	18265,3	10
Total........	105973,8	34337,6	1876,6	25189,3	14494,5	1,1	106,9	156790,5	
%	58,2	18,9	1	13,84	7	—	0,06	·	100
Poids moyen d'un ind. en g.	0,153	0,119	0,036	2,375	0,900	0,005	0,008		

Tableau XXXIII

Effectif total de chaque espèce pour chacun des grands biotopes du lac Tchad (résultats de 1968). Les chiffres indiqués sont à multiplier par 10^6

Genres / Biotopes	*Melania*	*Cleopatra*	*Bellamya*	*Corbicula*	*Caelatura*	*Pisidium*	*Byssanodonta*	Total	%
2	413169	235097,5	763,1	181888	2332	14627,1	1017,5	848894,2	29,3
3	12166,7	10305,6	14138,9	10000	666,7	194,4	694,4	48166,7	1,7
4	16851,8	58981,5	235,9	3134	1449,2	—	235,9	80888,3	2,7
5	188108	52360	3737,5	9467	3367	—	440,7	257480,2	8,9
6	10191,1	708,0	3543,5	—	—	—	—	14443,3	0,5
7	3832,9	34336,3	7825,5	4152,3	479,1	—	6388,1	57014,2	1,9
9	51982,5	12537	28743,3	—	1223,1	305,8	611,6	95403,3	3,2
11	—	9291,8	1393,8	696,9	232,3	—	232,3	11847,1	0,4
13	3246,4	4921,1	1725,8	2458,9	—	—	—	12353	0,4
15	33545,3	808,4	13273,2	—	—	—	—	47627	1,6
16	17583	1415,7	1887,6	—	—	—	—	20886,3	0,7
17	159154,6	53191,7	98540,7	5368,6	5368,6	—	3092,5	324716,7	11,2
18	516869,6	15205,5	68871,9	5366,5	834,6	—	—	607148,1	20,9
19	117855,5	110097	28933,9	34975,1	1992,5	1992,5	4366,6	300213,1	10,4
22	—	10891,1	1390,7	6149,3	2228,5	—	—	29037,4	1
10+23+24	3967,9	41957,6	8026,4	21488,8	1607,9	2855,7	20434,6	100338,9	3,4
25	4594,8	24469,3	1876	8319,6	176,7	1876	339,8	41652,2	1,4
Total........	1561496,9	676576,1	284907,7	293465	21958,2	21851,5	37854	2898110,4	
%	53,8	23,3	9,8	10,10	0,76	0,76	1,29	. .	100

Fig. 17. — Répartition des biomasses (kg/ha, poids alcoolique, coquilles comprises) au cours des missions de 1968 et 1970 sur l'ensemble du lac Tchad.

TABLEAU XXXIV

Effectif total de chaque espèce pour chacun des grands biotopes du lac Tchad (résultats de 1970. Les chiffres indiqués sont à multiplier par 10^6

Genre / Biotope	*Melania*	*Cleopatra*	*Bellamya*	*Corbicula*	*Caelatura*	*Pisidium*	*Byssanodonta*	Total	%
2	288307,4	173852,4	1271,9	167472,7	5087,8	2967,8	848	639788	18,22
4	31344,4	57970,4	842,6	10111	2693,3	—	—	102964,7	2,93
5	89558,5	17277	1057,7	17100,7	2693,3	—	—	127638,3	3,64
6	1417,4	—	141,7	—	—	—	—	1559,1	0,04
9	42809,1	4586,7	28590,4	—	458,7	1376	458,7	78279,6	2,23
11	10743,7	36296,3	19745,2	8711,1	2032,6	290,4	1742,2	79561,5	2,27
15	120908	1930,7	26305,3	—	—	—	—	149144	4,25
16	8151	—	—	—	—	—	—	8151	0,23
17	212767	31173	55665,8	9401,3	989,9	742,2	247,4	310986,3	8,86
18	807981,5	29814,8	327963	—	—	—	1192,6	1166951,9	33,24
19	331022,2	48317,6	8130,4	28340	15796,1	—	—	431606,3	12,29
20	81315,9	25261	42041,2	12911,7	6349,3	453,5	771	175103,6	4,98
21	19697,3	41036,1	1206,9	7579,6	1931,1	—	120,7	71571,7	2,04
23+24	81576,4	33984,4	1846,8	6139,6	1249,1	26,6	1573,6	186446,5	3,6
25	10025,6	21240,7	1359,4	7986,5	339,9	—	169,9	41122	1,17
Total........	2137625,4	522721,1	516218,3	281754,2	39574,9	5856,5	7124,1	3510874,5	—
%	60,9	14,9	14,7	8	1,1	0,17	0,20		100

TABLEAU XXXV

Poids alcoolique moyen (en g coquille comprise) d'un individu de chaque espèce. Ces résultats ont été obtenus à partir des pesées, espèce par espèce, de chacun des relevés du lac

Melania................	0,08853
Cleopatra...............	0,17865
Bellamya................	0,65196
Corbicula...............	0,23240
Caelatura...............	1,57117
Byssanodonta............	0,0080
Pisidium................	0,0050

Les effectifs globaux en mollusques benthiques pour les biotopes prospectés ont été estimés respectivement à environ 3×10^{12} et 3,5 10^{12} individus pour 1968 et 1970. Étant donné les imprécisions des mesures, ces chiffres peuvent être considérés comme très voisins.

On a d'autre part essayé de calculer l'effectif total en mollusques, pour le lac, et pour l'ensemble des biotopes prospectés au cours des deux missions. On a pris comme base la mission de 1970 et rajouté aux résultats de cette mission, les effectifs des biotopes prospectés en 1968 et qui ne l'avaient pas été en 1970 (Vase et tourbe sud, pseudo-sable de la Grande-Barrière, argile granulaire de la Grande Barrière). L'effectif total du lac ainsi estimé est de $3{,}64 \times 10^{12}$ individus, ce qui ne modifie pas beaucoup les résultats précédents ni les conclusions que l'on a pu en tirer.

Pour estimer les biomasses, on a déterminé le poids alcoolique moyen d'un individu de chaque espèce à partir de l'ensemble des résultats de pesée, espèce par espèce des différents relevés effectués sur le lac (tabl. XXXV). Ces poids moyens ont permis de calculer la biomasse de chaque espèce dans chacun des biotopes prospectés au cours des deux missions (tabl. XXXVI et XXXVII).

Les biomasses totales sont respectivement d'environ 560 000 t en 1968 et de 746 000 t en 1970. La différence entre ces deux chiffres (près de 200 000 t) est en grande partie le fait de l'augmentation importante de la densité des *Bellamya* dans le biotope 18 (vase de la zone centrale).

On constate cependant comme à Bol, que les Prosobranches constituent l'élément dominant de la biomasse (81,1 % en 1968, 83 % en 1970). Ce sont les *Bellamya* qui jouent ici le rôle le plus important

TABLEAU XXXVI

Biomasse estimée pour chaque espèce dans chacun des biotopes prospectés en 1968 (poids alcoolique en tonnes, coquilles comprises)

Genre / Biotope	*Melania*	*Cleopatra*	*Bellamya*	*Corbicula*	*Caelatura*	*Pisidium*	*Byssanodonta*	Total	%	Biomasse moyenne en kg/ha
2	36577,8	42000,2	49715	12270,8	3664	73,1	8,1	125091,5	22,8	546
3	1077,1	1841,1	9218	2324	1047,5	0,9	5,5	15514,1	2,8	2586
4	1491,9	10537	153,8	728,3	2276,9	—	1,9	15189,8	2,7	167
5	16653	2436,7	2436,7	2200,1	5290,1	—	3,5	35937,5	6,5	377
6	902,2	126,6	2310,2	—	—	—	—	3339	0,6	44
7	339,3	6134,2	5101,9	965	752,7	—	51,1	13344,2	2,4	774
9	1602	2239,7	18739,5	—	1921,7	1,5	4,9	27509,3	5	1666
11	—	1660,5	908,7	161,9	365	—	1,8	3097,4	0,6	123
13	287,4	879,1	1125,2	571,4	—	—	—	2863,1	0,5	127
15	2969,8	144,4	8653,6	—	—	—	—	11767,8	2,1	181
16	1556,6	252,6	1230,6	—	—	—	—	3040,1	0,5	13
17	14090	9502,7	64244,6	1247,7	8435	—	24,7	97544,7	17,8	730
18	45758,5	2716,5	44901,7	1247,2	1311,2	—	—	95935,2	17,5	298
19	10433,7	19668,8	18863,7	8128,2	3130,5	10	34,9	60269,8	11	526
22	741,7	1945,7	906,7	1429,1	3501,4	—	—	8524,6	1,5	94
23+24+10	351,3	7495,7	5232,9	4994	2526,3	14,3	163,5	20778	3,8	85
25	406,8	4371,4	1223,1	1933,5	277,6	9,4	2,7	8224,5	1,5	90
Total.......	138239,1	120870,1	185748,4	68201,2	34499,9	109,2	302,6	547970,5		285
%	25,2	22	33,9	12,5	6,3	0,02	0,05	—	100	—

TABLEAU XXXVII

Biomasse estimée pour chaque espèce dans chacun des biotopes prospectés en 1970. (Poids alcoolique en tonnes, coquilles comprises)

Genre / Biotope	*Melania*	*Cleopatra*	*Bellamya*	*Corbicula*	*Caelatura*	*Pisidium*	*Byssanodonta*	Total	%	Biomasse moyenne en kg/ha
2	25523,8	31058,7	829,2	38920,7	7993,8	14,8	6,8	104347,8	14	456
4	2774,9	10356,4	549,3	2349,8	4231,6	—	—	20262	2,7	223
5	7928,6	3086,5	689,6	3974,2	1231,6	—	—	19910,5	2,7	209
6	125,5	—	92,4	—	—	—	—	217,9	0,03	2
9	3789,9	819,4	18639,8	—	710,7	6,9	2,3	23979	3,2	1452
11	951,1	6484,3	12873	2024,4	3193,6	1,5	8,7	25536,6	3,4	814
15	10704	344,9	17150	—	—	—	—	28198,9	3,8	433
16	721,6	—	—	—	—	—	—	721,6	0,1	3
17	18836,3	5569	36291,9	2184,9	1554,8	3,7	2	64442,6	8,6	482
18	71530,6	5326,4	213818,8	—	—	—	—	290685,3	39	903
19	29305,4	8631,9	5300,7	6586,2	24818,4	—	—	74642,6	10	595
20	7198,9	4512,9	27409,2	3007,7	9975,8	2,3	6,2	52106	7	2128
21	1743,8	7331	786,9	1761,5	3034	—	—	14658,2	2	562
23+24+10	7221,9	6071,3	1204	1426,8	1962,5	0,1	12,6	17899,2	2,4	74
25	887,6	3794,7	886,3	1856	534	—	1,4	7960	1,1	70
Total.......	189243,9	93387,4	336521,1	64085,2	62250,3	29,3	50,5	745568,2	—	388
%	25,4	12,5	45,1	8,6	8,3	—	—		100	

(33,9 % de la biomasse en 1968, 45,1 % en 1970), la différence entre ces deux années pouvant s'expliquer en grande partie par l'augmentation de leur densité dans le biotope 18 comme on l'a dit précédemment. Inversement, la part des *Cleopatra* a diminué (22,2 % en 1968, 12,5 % en 1970) et résulte de leur élimination par les *Melania* dans certaines régions du lac. Les *Melania* conservent d'ailleurs la même importance relative au cours des deux missions, mais leur biomasse absolue est plus élevée en 1970 qu'en 1968. Chez les Lamellibranches, on notera que la biomasse des *Corbicula* est restée stable alors que celle des *Caelatura* a légèrement augmenté en 1970. Les *Pisidium* et les *Byssanodonta* enfin n'ont qu'une participation négligeable dans la biomasse totale.

Pour les biotopes, on retrouve à peu près les mêmes conclusions que celles qui concernaient les effectifs, à savoir que le pseudo-sable et les eaux libres centrales hébergent respectivement 40,3 % et 53 % de la biomasse en 1968 et 1970. Si on y ajoute l'archipel central et les zones de la Grande Barrière, on a alors 72,1 % de la biomasse en 1968 et 71,6 % en 1970 qui est concentrée dans 45 % de l'espace disponible pour les mollusques benthiques (cf. fig. 17). La biomasse totale a également été calculée pour l'ensemble des biotopes du lac en prenant pour base la mission de 1970 et en y ajoutant les résultats des biotopes prospectés en 1968 mais pas en 1970. Cette biomasse est de 775 000 t, et n'est que légèrement supérieure à la biomasse calculée pour la mission de 1970. Les conclusions précédentes ne s'en trouvent donc pas modifiées.

D. CONCLUSIONS

Comme toutes les masses d'eau limitées, quelle que soit leur superficie, et selon l'échelle à laquelle on se place pour leur étude, le lac Tchad est loin de constituer un écosystème simple. Les facteurs écologiques variant d'un point à un autre, ceci se traduit par des différences assez nettes dans les peuplements en mollusques benthiques. Ces différences ne concernent cependant que les proportions relatives et l'abondance des différentes espèces, toutes les espèces présentes étant susceptibles d'être rencontrées sur toute l'étendue du lac, à l'exception de la zone nord. On peut d'ailleurs noter à ce propos l'absence d'endémisme et la large répartition géographique de toutes ces espèces.

La biomasse moyenne (285 à 388 kg/ha en poids alcoolique) est particulièrement élevée pour un lac naturel. Ceci provient du fait que le lac Tchad est un lac peu profond, assimilable dans son ensemble à une grande zone littorale. Dans cet écosystème aquatique, les mollusques constituent donc le groupe d'invertébrés le mieux représenté du point de vue de la biomasse puisque celle-ci est beaucoup plus faible pour les autres organismes benthiques (Dejoux, Lauzanne, Lévêque, 1969), et qu'elle n'est que de 140 kg/ha (poids frais) pour le zooplancton (Copépodes et Cladocères).

Compte tenu du fait que la coquille représente une part importante de la biomasse, les mollusques doivent également jouer un certain rôle dans la chimie des eaux et des études sont en cours à ce sujet.

BIBLIOGRAPHIE

Andrewartha (H. G.), Birch (L. C.), 1964. — The distribution and abundance of animals. University of Chicago Press, 783 p.

Bonnet (L.), 1964. — Le peuplement thecamoebien des sols. *Rev. Ecol. Biol. sol.* I, 2 : 123-408.

Bouchardeau (A.), Lefèvre (R.), 1957. — Monographie du lac Tchad Comité inter-africain d'études hydrauliques, Paris, 114 p.

Cansela da Fonseca (J. P.), 1965. — L'outil statistique en biologie du sol, I Distributions de fréquence et tests de significations. *Rev. Ecol. Biol. sol,* 2 : 299-332.

Cansela da Fonseca (J. P.), 1965. — II Régression linéaire. Corrélation. *Rev. Ecol. Biol. sol,* 2 : 475-482.

Cansela da Fonseca (J. P.), 1966. — III Indices d'intérêt écologique. *Rev. Ecol. Biol. sol,* 3 : 381-407.

Carmouze (J. P.), 1968. — Ions majeurs, phosphates et silicates dans les eaux du lac Tchad en avril 1968. Rapport provisoire, Centre O.R.S.T.O.M. de Fort-Lamy, 18 p., multigr.

Carmouze (J. P.), 1969. — La salure globale et les salures spécifiques des eaux du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.,* III, 2 : 3-14.

Daget (J.), 1970. — Les modèles mathématiques en écologie. Cours du DEA d'écologie, Fac. Sc. Paris, 105 p., multigr.

Daget (J.), Lévêque (Ch.), 1969. — Application de la loi de Motomura aux mollusques du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.,* III, 2 : 81-85.

Dajoz (R.), 1970. — Précis d'écologie. Dunod, Paris, 357 p.

Debauche (H. R.), 1958. — Problèmes de biocenotique. *Rev. Quest. Sci.,* 129 : 58-59.

Debauche (H. R.), 1962. — The structural analysis of animal communities of the soil. in : Murphy's Progress in soil zoology, London Butterworths : 10-25.

Dejoux (C.), 1968. — Le lac Tchad et les Chironomides de sa partie est. *Ann. Zool. Fenn.,* 5, 1 : 27-32.

Dejoux (C.), Lauzanne (L.), Lévêque (Ch.), 1969. — Évolution qualitative et quantitative de la faune benthique dans la partie est du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.,* III, 1 : 3-58.

DEJOUX (C.) LAUZANNE (L.) LÉVÊQUE (Ch.), 1971. — Nature des fonds et répartition des organismes benthiques dans la région de Bol (archipel est du lac Tchad). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, V, 3-4 : 213-223.

DUPONT (B.), 1970. — Distribution et nature des fonds du lac Tchad (nouvelles données). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Géol.*, II, 1 : 9-12.

DUPONT (B.), LÉVÊQUE (Ch.), 1968. — Biomasse en mollusques et nature des fonds dans la zone est du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, II, 2 : 113-126.

GOUNOT (M.), 1969. — Méthodes d'étude quantitative de la végétation. Masson, Paris. 314 p.

GRAS (R.), ILTIS (A.), LÉVÊQUE-DUWAT (S.), 1967. — Le plancton du Bas Chari et de la partie est du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, I, 1-4 : 25-96.

GREIG SMITH (P.), 1964. — Quantitative plant ecology (2e ed.). Butterworths, London, 256 p.

HELLER (R.), 1968. — Manuel de statistique biologique. Gauthier-Villars, Paris, 296 p.

INAGAKI (H.), 1967. — Mise au point de la loi de Motomura et essai d'une écologie évolutive. *Vie et Milieu*, sér. B, 18, 1 : 153-166.

LAMOTTE (M.), 1948. — Introduction à la biologie quantitative. Masson, Paris.

LÉVÊQUE (Ch.), 1967. — Mollusques aquatiques de la zone est du lac Tchad. *Bull. IFAN*, sér. A, XXIX, 4 : 1494-1533.

MERNY (G.), DÉJARDIN (J.), 1970. — Les nématodes phytoparasites des rizières inondées de Côte d'Ivoire. II Essai d'estimation de l'importance des populations. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Biol.*, 11 : 45-67.

MOTOMURA (I.), 1932. — Étude statistique de la population écologique (en nippon). *Doobutugaku Zassi*, 44 : 379-383.

MOTOMURA (I.), 1947. — Further notes on the law of geometrical progression of the population density in animal association (en nippon, résumé anglais). *Seiri Seitai*, 1 : 55-60.

PORA (E. A.), 1966. — Le facteur rapique et le métabolisme minéral. *Rev. roumaine Biol. Zool.*, II, 2 : 77-100.

ROCHE (M. A.), 1968. — Première estimation des apports en sels au lac Tchad par le Chari. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrol.*, V, 1 : 55-59.

ROCHE (M. A.), 1967. — Évolution dans l'espace et dans le temps de la conductivité électrique des eaux du lac Tchad d'après les résultats de 1908, 1957, 1962 à mars 1968. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrol.*, VI, 1 : 35-78.

TAYLOR (L. R.), 1961. — Aggregation, variance and the mean. *Nature*, 189 : 732-735.

UTILISATION DE L'ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES POUR L'ÉTUDE DES PEUPLEMENTS EN MOLLUSQUES BENTHIQUES DU LAC TCHAD

Ch. LÉVÊQUE* et M. GABORIT**

* Centre O.R.S.T.O.M., B. P. 65, Fort-Lamy (Tchad).

** Faculté des Sciences de Rouen, Mont-Saint-Aignant. 76.

Résumé

Après un bref exposé des principes généraux indispensables à une bonne interprétation de la méthode utilisée, l'analyse factorielle des correspondances a été appliquée aux relevés effectués au cours de deux missions dans la région de Bol (1967 et 1970) et de deux missions sur l'ensemble du lac Tchad (1968 et 1970). On a mis en évidence l'individualité des peuplements de chaque type de fond recensé dans la région de Bol. Sur l'ensemble du lac, et pour une même zone géographique, la nature du sédiment intervient également sur la composition spécifique du peuplement.

Les peuplements de la zone centrale du lac, se distinguent fondamentalement des peuplements des autres biotopes par la dominance des Melania *et l'importance des* Bellamya *dans la composition de leurs profils spécifiques. Les biotopes de la zone est du lac ont par contre des peuplements à dominance de* Cleopatra *où les* Corbicula *jouent également un rôle important. La présence de peuplements de transition entre les deux ensembles précédents, dans lesquels les* Melania *et les* Cleopatra *ont une importance relative assez voisine, incite à penser que l'on a affaire à deux espèces vicariantes, c'est-à-dire que l'une peut remplacer l'autre dans certaines conditions. Ce phénomène s'observe d'ailleurs en 1970 dans les peuplements de la vase de la région de Bol, mais on le retrouve également dans certains biotopes de la zone est du lac. Mise à part cette évolution, on constate généralement une certaine stabilité à deux ans d'intervalle, entre les relevés moyens d'un même biotope.*

Il n'existe aucune affinité spécifique entre les 7 espèces étudiées.

Abstract

After a brief account of basic principles necessary for a right interpretation of the method used, factorial analysis of correspondances has been applied to samples taken during two missions in the Bol area (1967 and 1970) and two missions on the whole lake Chad (1968 and 1970). Individuality of populations for each type of bottom recorded in the Bol area has been shown. In the lake as a whole and for the same geographical zone, nature of sediments has some influence on the specific composition of populations.

Populations of the central part of the lake, differ fundamentally from the populations of other biotops by dominance of Melania *and importance of* Bellamya *in their specific profile. On the other hand* Cleopatra *are dominant in the eastern part of the lake where* Corbicula *are also of importance. Presence of intermediate populations between the two preceding units, in which the relative importance of* Melania *and* Cleopatra *is quite the same, leads to the conclusion that they are two vicariantes species, that is to say that one species can be substitued for the other species under particular conditions.*

This phenomenon could be observed in 1970 for populations of living on the mud in the Bol area, as well as for some biotops from the eastern zone of the lake. Apart from this evolution, stability is usually observed within a two year period for the average samples of one biotop.

There is no specific affinity between the seven species studied.

L'étude des peuplements en mollusques benthiques du lac Tchad a déjà fait l'objet de travaux préliminaires (Dupont et Lévêque, 1968; Lévêque, 1972) auxquels on pourra se reporter pour la description du milieu et des méthodes utilisées. Rappelons simplement que l'on disposait des résultats de deux missions dans la région de Bol (janvier 1967 et janvier 1970) et de deux missions effectuées sur l'ensemble du lac (avril 1968 et mars 1970). Les premières études ayant été réalisées sans l'aide d'un ordinateur, la masse des données disponibles était difficile à manipuler. Après avoir défini un certain nombre de biotopes, on avait alors calculé la densité moyenne de chaque espèce par prélèvement et par biotope, pour rechercher ensuite les affinités entre les peuplements et entre les espèces à l'aide de matrices de corrélation.

Cependant l'utilisation de ces moyennes fait perdre une partie de l'information et en particulier ne donne aucune idée de l'homogénéité ou de l'hétérogénéité des relevés regroupés par biotope, même si l'on adjoint à la moyenne la variance qui lui correspond. Or sur un ensemble de prélèvements effectués dans un même biotope, il existe une certaine variabilité, voire même des prélèvements « aberrants ». Ces derniers peuvent être le simple fait du hasard, mais peuvent également résulter de modifications locales ou d'erreurs dans la délimitation des biotopes.

Pour chacune des missions la comparaison des différents relevés par l'analyse des correspondances a permis de vérifier l'homogénéité des peuplements du point de vue de leurs profils spécifiques. Une fois ce point acquis, on a alors utilisé les relevés moyens par biotopes et comparé les résultats obtenus par les corrélations à ceux que donne l'utilisation d'une méthode plus sophistiquée.

1. Présentation de la méthode.

Grâce à l'informatique, le biologiste peut recourir à des méthodes complexes sans avoir pour autant besoin d'en connaître parfaitement le processus mathématique. Il ne doit cependant pas ignorer les principes de la méthode utilisée s'il veut exploiter convenablement les résultats obtenus. C'est pourquoi, sans entrer dans les détails de l'analyse des correspondances employée ici et que l'on pourra trouver exposée chez Lebart et Fénelon (1971) et chez Cordier (1965), il paraît nécessaire d'en présenter brièvement les principales caractéristiques afin de faciliter les interprétations ultérieures.

Tout d'abord deux ensembles I et J sont en correspondance, s'il existe des relations entre les éléments de ces ensembles, et plus précisément si les éléments s'associent par couples (i, j) avec $i \in I$ et $j \in J$. C'est en particulier le cas d'un tableau à double entrée où l'on porte les relevés dans les colonnes de 1 à j et les espèces sur les lignes de 1 à i. A tout couple $(i, j) \in I \times J$ correspond un nombre k(i, j) qui est la densité de l'espèce i dans la station j. On peut définir une notion de proximité entre deux ensembles en correspondance : deux éléments i et i' de I seront d'autant plus proches l'un de l'autre qu'ils s'associeront de la même façon aux éléments de J et vice-versa. De même on pourra parler de proximité entre les éléments de I et ceux de J, un élément $i \in I$ étant plus proche des éléments $j \in J$ auxquels il s'associe le plus étroitement. On va donc rechercher les proximités éventuelles entre les lignes et les colonnes d'un tableau pondéré. Pour cela, la matrice de départ va être transformée de manière à remplacer les valeurs k(i, j) par des probabilités conditionnelles qui sont des nombres compris entre 0 et 1.

$$\text{Soit } K = \sum_{(i,j) \in I \times J} k(i,j), \text{ on aura } p(i,j) = \frac{k(i,j)}{K}$$

où p(i,j) est une estimation de probabilité de rencontrer l'espèce i dans le relevé j.

$$p(i) = \sum_{j \in J} \frac{k(i,j)}{K} = \sum_{j \in J} p(i,j)$$

où p(i) sera la masse de l'espèce i et caractérise l'importance de cette espèce. De même, $p(j) = \sum_{i \in I} p(i,j)$ sera la masse du relevé j.

Supposons maintenant sur un plan plus général que l'on ait i espèces trouvées (ou non) dans j relevés. Chacune de ces espèces peut être représentée dans un espace à j dimensions, les coordonnées d'une espèce étant les densités de cette espèce dans les j relevés considérés. On a ainsi un ensemble de points dans un espace à j dimensions. Il est clair que celui-ci ne peut être visualisé dès que $j \geqslant 3$. Le but de l'analyse est de trouver la meilleure représentation de cet ensemble dans un espace de dimensions $n < j$ ce qui revient à rechercher l'espace de dimension n où la projection du nuage soit la moins déformée possible. Pour cela on définit une distance entre les espèces :

$$d^2(i,i') = \sum_{j \in J} \frac{1}{p(j)} \left| \frac{p(i,j)}{p(i)} - \frac{p(i',j)}{p(i')} \right|^2$$

et on affecte à chaque espèce, sa masse p(i).

Le meilleur espace W de dimension n permettant de représenter le nuage est alors choisi de telle façon que l'inertie du nuage par rapport à cet espace (somme des carrés des distances des n points à W, pondérés par le poids de chaque point) soit minimale.

Le problème précédent revient à rechercher les valeurs propres et les vecteurs propres d'une certaine matrice. Si λ, $\lambda_2 \ldots \lambda_n$ désignent les valeurs propres (par ordre décroissant) et e_1, $e_2 \ldots e_n$ les vecteurs propres correspondants, l'espace W est l'espace passant par le centre de gravité du nuage et dont les axes sont les vecteurs propres.

Le moment d'inertie du nuage projeté dans W est l'espace passant par le centre de gravité du nuage et dont les axes sont les vecteurs propres.

Le moment d'inertie du nuage projeté dans W est égal à $\sum_{i=1}^{i=k} \lambda i$.

On aurait pu aussi considérer que les j relevés pouvaient être représentés dans un espace à i dimensions et travailler de la même façon. En fait il y a correspondance entre les deux analyses, c'est-à-dire que l'on peut passer de l'une à l'autre.

On peut rechercher à l'aide d'un sous-programme, les contributions absolues et relatives d'une espèce i (ou d'un prélèvement) à un axe.

La contribution absolue d'une espèce i est calculée par la formule : $p(i)\ G_\alpha^2\ (i)$, où p(i) est la masse de l'espèce i, et G_α (i) sa composante sur l'axe α. $p(i)G_\alpha^2(i)$ représente le moment d'inertie de l'espèce i par rapport à l'espace orthogonal à l'axe α.

La contribution totale est ainsi $\sum_{\alpha=1}^{\alpha=n} p(i)\ G^2(i) =$ variance de i, et la contribution relative de l'espèce par rapport à l'axe α : $\frac{d(i)G_\alpha^2(i)}{\text{var. (i)}} = \cos^2 (i, \alpha)$, c'est-à-dire le carré du cos de l'angle formé par l'axe α et le vecteur joignant i au centre de gravité. Si ce cos est très grand (voisin de 1 par exemple) cela signifie que l'angle est presque nul et que l'espèce en question est pratiquement sur l'axe α.

Remarques.

· Suite à la pondération du tableau initial, deux points de J seront proches l'un de l'autre, si les profils des colonnes qu'ils représentent sont voisins. C'est ainsi que deux relevés seront proches si leurs profils spécifiques sont semblables. Et inversement, deux espèces seront proches, si leur densité varie de manière identique dans les différents relevés.

— Le principe de l'analyse des correspondances est de comparer des profils : profils spécifiques pour les relevés ou profils spatiaux pour les espèces. La pondération du tableau initial ramenant les effectifs réels à des estimations de probabilités, il en résulte que la méthode ne tient pas compte de la densité des espèces dans les relevés. Deux relevés ayant le même profil mais des densités différentes seront donc confondus dans l'espace. Cependant leurs masses sont différentes.

— Étant donné qu'il y a correspondance entre l'analyse des espèces et l'analyse des relevés, on peut représenter sur un même graphique les positions des espèces et celles des relevés par rapport aux axes choisis. Ainsi un relevé j sera d'autant plus proche d'une espèce i que celle-ci intervient fortement dans le profil de ce relevé.

Dans la pratique, et pour interpréter correctement les projections du nuage dans le plan des axes retenus, il sera préférable d'utiliser les contributions relatives des espèces aux axes pour déterminer dans quelle mesure elles interviennent effectivement sur la position des relevés. En effet, du fait de la projection, une espèce peut se trouver située à proximité de certains relevés alors qu'elle en est très éloignée dans l'espace.

— Par rapport à l'analyse des composantes principales, l'analyse des correspondances ne nécessite pas une normalisation préalable des données.

2. Région de Bol.

Dans cette zone limitée du lac Tchad, une première étude avait permis en 1967 de distinguer cinq grands types de sédiments (Dupont et Lévêque, 1968). La nature des fonds avait alors été retenue comme critère pour distinguer les peuplements en mollusques benthiques de cette région. La validité de cette hypothèse a été confirmée pour les principales espèces par une analyse de variance.

La méthode des correspondances a, dans un premier temps, été appliquée à l'ensemble des relevés de chaque mission. Les valeurs propres et les pourcentages d'inertie expliquée par les cinq premiers vecteurs sont indiqués dans le tableau 1. On remarquera que les deux premiers vecteurs expliquent à eux seuls, respectivement 64,7 % et 81,7 % de l'inertie totale en 1967 et 1970. Ces valeurs très élevées sont en partie dues au fait que les peuplements ne sont constitués que par 7 espèces de mollusques seulement. La position des différents relevés a donc été indiquée (fig. 1 et 2) en fonction des axes 1 et 2 qui extraient la majeure partie de l'information. Chacun des relevés est représenté par un signe conventionnel correspondant au type de fond sur lequel il a été effectué. La position des espèces par rapport aux axes est également indiquée sur les figures.

TABLEAU 1

Valeurs propres et % d'inertie expliquée pour les 5 premiers axes et pour les 2 missions à Bol. Analyse portant sur l'ensemble des relevés de chaque mission

Inertie totale	Bol 1967		Bol 1970	
	4723,6		3863,3	
Vecteurs	λ	% expliqué	λ	% expliqué
1	0,4775	35,22	0,7343	71,90
2	0,4003	29,52	0,1004	9,83
3	0,1818	13,41	0,0637	6,24
4	0,1524	11,24	0,0554	5,43
5	0,1179	8,69	0,0374	3,66

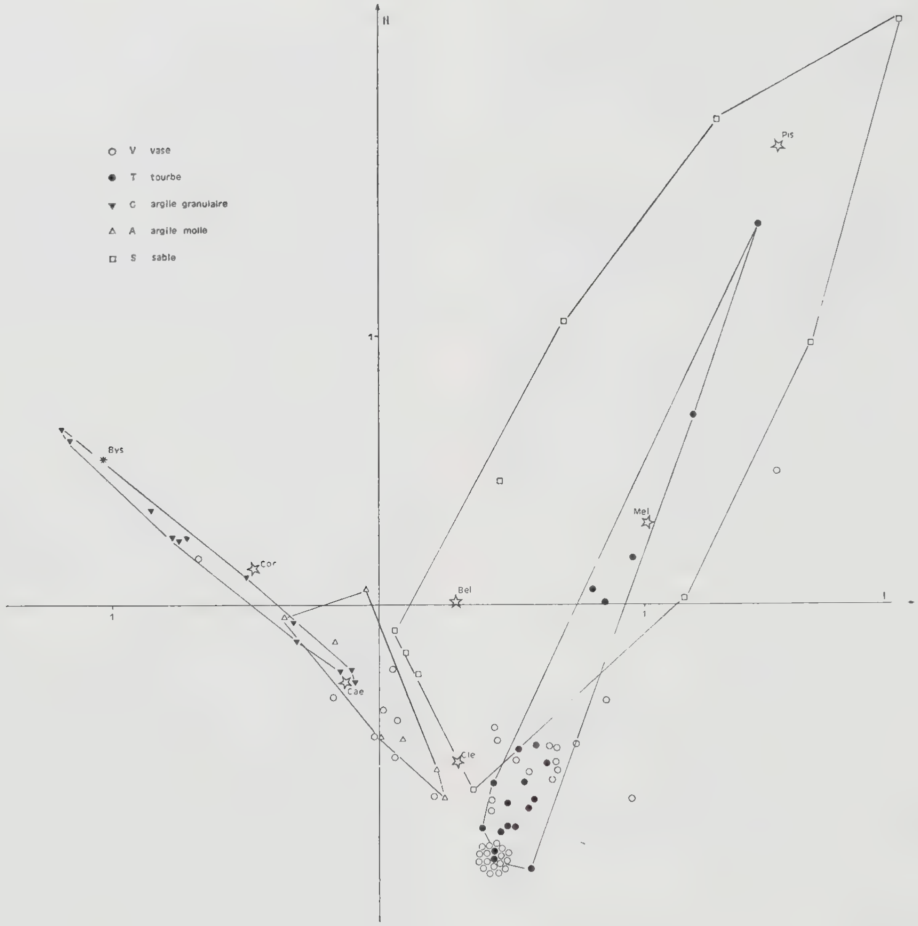


Fig. 1. — Bol 1967. Position des espèces et de chacun des relevés dans le plan des axes 1 et 2. Chaque relevé est représenté par un signe conventionnel selon le type de fond sur lequel il a été effectué.

Quatre types de fonds ont des peuplements assez bien individualisés en 1967 : l'argile molle et l'argile granulaire (dont les ensembles se chevauchent légèrement) ainsi que la tourbe et le sable, les peuplements de ce dernier ayant peu de points communs avec ceux des autres fonds.

La simple comparaison des profils spécifiques confirme donc la différence entre les peuplements de ces quatre types de sédiments. On peut cependant noter que si les relevés correspondant aux fonds d'argile granulaire, d'argile molle et de tourbe sont relativement bien groupés, les relevés des fonds de sable sont par contre beaucoup plus dispersés. On peut donc en conclure que les peuplements de ce fond sont assez hétérogènes malgré leur originalité.

En ce qui concerne la vase qui est le cinquième type de fond mis en évidence dans la zone étudiée, les relevés sont également dispersés, mais la majorité d'entre eux se superpose aux relevés de la tourbe. Ces deux types de fonds hébergeaient donc en 1967 des peuplements très voisins du point de vue de leur profil spécifique, et la méthode des correspondances ne permet pas de pousser plus loin l'analyse On peut cependant justifier leur distinction en comparant (fig. 3) la densité de l'espèce dominante *(Cleopatra)* sur ces deux substrats. Elle ne dépasse pas 11 individus par relevé sur la vase, alors qu'elle peut atteindre 38 individus par relevé sur la tourbe. Cette justification est particulièrement nette en 1970 (fig. 2) où le premier axe différencie les deux ensembles correspondant aux relevés de la vase et aux relevés de la tourbe. On notera la forte concentration des points aux extrémités du 1er axe, et la présence d'une zone de convergence entre les positions des relevés des deux types de fond qui peut s'expliquer par l'existence d'une zone de peuplements de transition (écotone) entre ces deux milieux contigus. Par contre les peuplements de l'argile molle et de l'argile

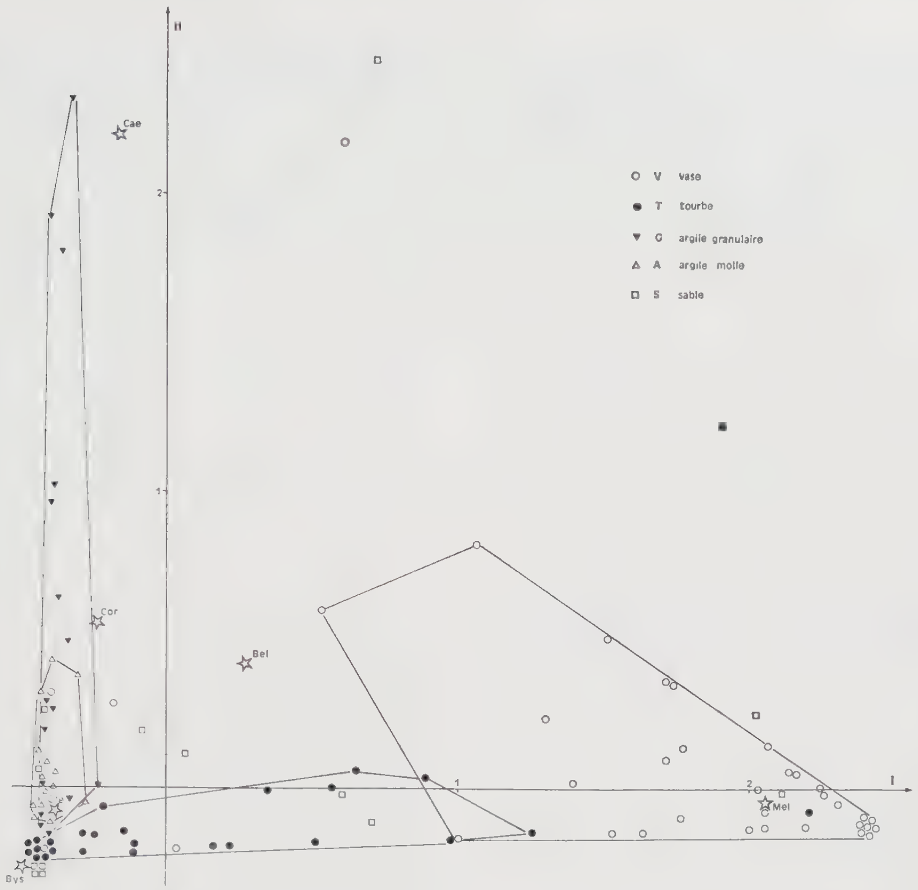


Fig. 2. — Bol 1970. Position des espèces et de chacun des relevés dans le plan des axes 1 et 2. Chaque relevé est représenté par un signe conventionnel, selon le type de fond sur lequel il a été effectué.

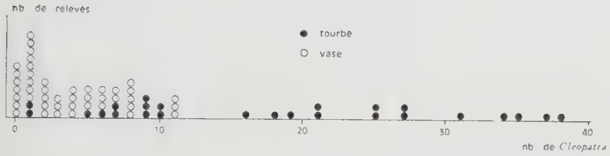


Fig. 3. — Bol. 1967. — Comparaison entre la densité des *Cleopatra* par relevé (0,54 m²) sur les fonds de vase et les fonds de tourbe.

granulaire sont très proches en 1970 car les deux ensembles se superposent. L'axe 2 différencie cependant certains relevés de l'argile granulaire. Enfin, les relevés des sables sont très dispersés bien qu'une partie d'entre eux soit située à proximité de l'ensemble des relevés de la tourbe.

L'analyse des relevés des deux missions effectuées dans la région de Bol par la méthode des correspondances, vient donc confirmer la présence de peuplements distincts en fonction de la nature des fonds. Il faut cependant émettre des réserves en ce qui concerne le peuplement du sable pour lequel on constate une grande hétérogénéité entre les divers relevés. La validité de ce biotope a déjà été discutée précédemment (Lévêque, 1972) et les conclusions que l'on peut tirer de cette étude viennent renforcer l'idée que le sable n'est pas un milieu homogène hébergeant un peuplement original, mais qu'il est fortement influencé par le peuplement de la tourbe qui topographiquement est toujours contiguë au sable.

On peut pousser l'analyse des fig. 1 et 2 par une étude plus approfondie des proximités entre relevés et espèces, et par l'utilisation des contributions totales et relatives de chaque espèce par rapport aux axes (tabl. 2). Pour cela il convient de rappeler brièvement les modifications intervenues dans la faune en 1970 par rapport à 1967. D'une part les

Tableau 2

Contributions totales des espèces à l'ensemble des axes et contribution relative pour les trois premiers axes. Analyse portant sur l'ensemble des relevés de chaque mission

Espèces	Bol 1967				Bol 1970			
	Contribution totale	Contribution relative			Contribution totale	Contribution relative		
		1	2	3		1	2	3
Melania	571,1	0,286	0,025	0,014	2354,2	0,999	0	0
Cleopatra	698,8	0,180	0,722	0,002	412,1	0,937	0,036	0,001
Bellamya	554,4	0,041	0	0,613	211,6	0,016	0,039	0,042
Corbicula	519,2	0,319	0,018	0,364	206,8	0,060	0,331	0,189
Caelatura	118,1	0,009	0,042	0,169	321,0	0,004	0,752	0,176
Pisidium	1259,7	0,413	0,535	0,015	221 5	0 001	0,172	0,612
Byssanodonta	1007,3	0,661	0,186	0,056	138,1	0,165	0,055	0

Melania ont remplacé les *Cleopatra* sur les fonds de vase. D'autre part, les petits Lamellibranches *(Corbicula* mais surtout *Pisidium* et *Byssanodonta)* ont fortement regressé sur les fonds d'argile molle et d'argile granulaire en particulier. Ces modifications apparaissent d'ailleurs sur les profils moyens (fig. 4).

On constate tout d'abord que les fig. 1 et 2 se schématisent grossièrement par deux branches s'articulant autour de *Cleopatra* qui est l'espèce dominante de tous les peuplements à l'exception de ceux de la vase en 1970. L'une des branches se prolonge vers les *Melania*, alors que l'autre correspond aux Lamellibranches : *Byssanodonta*, *Caelatura* et *Corbicula*. Les *Bellamya* sont situés quant à eux, un peu à l'écart de ces deux axes. D'autre part, on voit sur le tabl. 2 que deux espèces seulement ont une très forte contribution sur l'axe 1 en 1970 : *Melania* et *Cleopatra*. L'axe 1 va donc différencier les relevés principalement selon l'abondance relative de ces deux espèces. Sur l'axe 2, par contre, les *Caelatura* et à moindre degré les *Corbicula*, vont déterminer la position des relevés. Les autres espèces n'ont qu'une assez faible influence dans le plan de ces deux axes. On assiste ainsi à une séparation des peuplements de la vase le long de l'axe 1, puis à celle des fonds d'argile de ceux de la tourbe le long de l'axe 2.

Le problème se posait un peu différemment en 1967 quand les *Cleopatra* étaient l'espèce dominante sur tous les fonds. Ce sont alors les *Byssanodonta* et les *Pisidium* (abondants à cette époque) qui contribuent fortement à l'axe 1, et les *Cleopatra* et les *Pisidium* à l'axe 2.

Cependant on retrouve des dominantes identiques pour les deux années, à savoir le groupement des relevés des argiles à proximité des Lamellibranches, et le groupement des relevés de la tourbe à proximité des *Cleopatra* avec cependant une influence des *Melania*. On peut donc considérer que si les peuplements ont changé d'un point de vue quantitatif, les espèces ont cependant conservé les mêmes préférences pour le type de fond, exception faite bien entendu des *Melania* sur les fonds de vase en 1970.

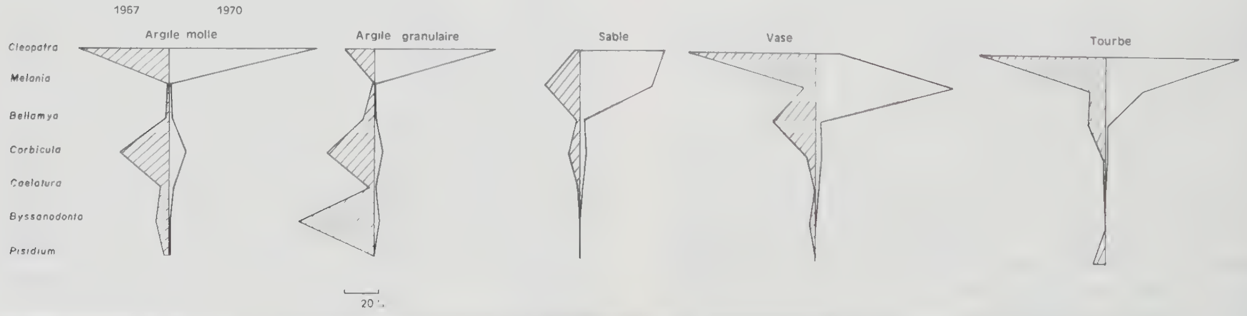


Fig. 4. — Profils spécifiques moyens en 1967 et 1970 pour les peuplements des différents types de fonds de la région de Bol.

L'analyse des correspondances ayant montré la bonne homogénéité des relevés pour chaque type de fond (exception faite du sable), les relevés moyens ont alors été soumis à la même analyse (fig. 5). On remarquera (tabl. 3) que les pourcentages d'inertie expliqués par le premier axe sont beaucoup plus élevés dans ce cas que pour l'ensemble des relevés. Les conclusions générales précédentes restent cependant toujours valables et les figures ont l'avantage d'être plus facilement lisibles. Elles sont d'ailleurs identiques aux fig. 1 et 2 quant à la position des espèces si l'on effectue pour celle de 1967, une rotation du plan autour de l'axe 1.

TABLEAU 3

Valeurs propres et % d'inertie expliquée par les 3 premiers axes pour chacune des 2 missions à Bol. Analyse portant sur les relevés moyens par type de fond

Inertie totale	Bol 1967		Bol 1970	
	241,1		113,6	
Vecteurs	λ	% expliqué	λ	% expliqué
1	0,5414	61,29	0,5205	96,14
2	0,2790	31,58	0,0136	2,50
3	0,0625	7,07	0,0065	1,20

La comparaison des fig. 5 aux résultats obtenus par l'étude des corrélations (Lévêque, 1972) montre que les conclusions que l'on peut tirer des deux méthodes sont les mêmes dans le cas présent à quelques nuances près : en 1967 l'analyse des correspondances isole beaucoup plus le peuplement de l'argile granulaire de celui des autres fonds (forte influence des *Byssanodonta*) que ne l'avait fait le coefficient de corrélation. Il en est de même en 1970 pour les peuplements du sable et de la tourbe.

La stabilité des peuplements à 3 ans d'intervalle a pu être vérifiée en soumettant les relevés moyens des deux années 1967 et 1970 et des 5 types de sédiment à l'analyse des correspondances. La position de chaque relevé est indiquée sur la fig. 6.

On constate que les relevés de la tourbe sont assez proches, ainsi que ceux de l'argile molle. Par contre, le relevé de l'argile granulaire de 1970 est assez éloigné de celui de 1967. Cet éloignement est parallèle à l'axe 2, et résulte comme on l'a déjà dit, d'une diminution de la densité des *Corbicula* et des *Byssanodonta* associée à une augmentation de la densité des *Cleopatra*. ces trois espèces contribuant d'ailleurs fortement à l'axe 2 (tabl. 4).

Le même phénomène se manifeste également, mais dans une moindre mesure, pour le relevé de 1970 de l'argile molle.

TABLEAU 4

Contributions totales des espèces à l'ensemble des axes et contribution relative pour les 3 premiers axes. Analyse portant sur l'ensemble des relevés moyens pour les 2 missions à Bol

Espèces	Contribution totale	Contributions relatives		
		1	2	3
Melania	181,1	0,495	0,113	0,391
Cleopatra	75,6	0,118	0,662	0,207
Bellamya	13,8	0,001	0,256	0,107
Corbicula	41,8	0,136	0,495	0,036
Caelatura	5,2	0,047	0,027	0,012
Pisidium	108,1	0,673	0,140	0,186
Byssanodonta	207,0	0,122	0,662	0,164

Pour la vase, l'éloignement entre les relevés de 1967 et 1970 est surtout fonction de l'axe 1, pour lequel la contribution des *Melania* est forte, et résulte des changements faunistiques survenus sur ce substrat. Pour le sable enfin, la grande distance

Fig. 5. — Position dans le plan des axes 1 et 2, des espèces et des relevés moyens par type de fond dans la région de Bol, en 1967 et en 1970.

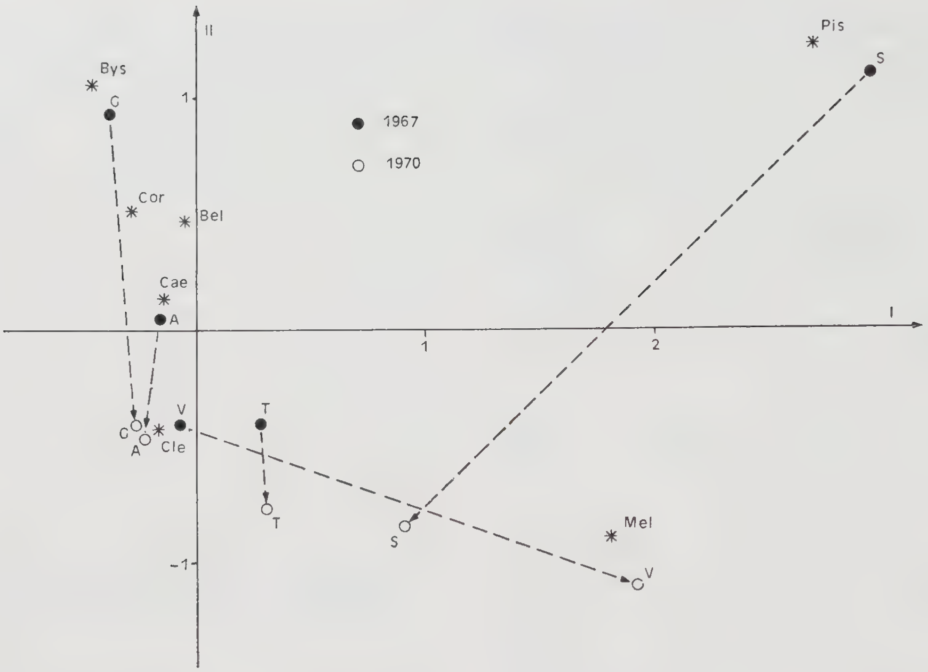


Fig. 6. — Position dans le plan des axes 1 et 2 des espèces et des relevés moyens par type de fonds. Analyse portant sur les résultats des années 1967 et 1970.

TABLEAU 5

Valeurs propres et % d'inertie expliquée par les 5 premiers axes pour l'ensemble des missions à Bol. Analyse portant sur les relevés moyens pour les deux missions à Bol

Inertie totale	632,6	
	λ	% expliqué
1	0,532	40,62
2	0,405	30,91
3	0,302	23,05
4	0,056	4,31
5	0,014	1,07

entre les relevés, traduit les profondes modifications survenues en 1970 pour toutes les espèces et particulièrement la quasi-disparition des *Pisidium*.

Les conclusions ci-dessus sont en tout point comparables aux résultats obtenus par l'étude des corrélations. L'avantage de la méthode utilisée ici est de mieux visualiser ces observations tout en montrant l'origine des modifications intervenues, si l'on recherche l'influence des espèces sur la position des relevés.

3. Ensemble du lac.

Comme pour la région de Bol, l'analyse des correspondances a été appliquée à l'ensemble des relevés de chaque mission (fig. 7 et 8, tabl. 6 et 8) et aux relevés moyens (fig. 9 et 10, tabl. 7 et 9). Chaque prélèvement est représenté par un signe conventionnel en fonction du biotope qu'il représente (cf. tabl. 10). En 1968, l'ensemble des relevés s'inscrit dans un triangle dont la base est à peu près parallèle au premier axe, et différencie les espèces *Melania* et *Cleopatra* qui ont une très forte contribution à cet axe. Mais ce sont surtout les *Corbicula* qui contribuent à l'axe 2. Pour les moyennes, l'axe 1 est déterminé par les mêmes espèces, mais ce sont les *Bellamya* qui interviendront sur l'axe 2 au lieu des *Corbicula*.

De l'étude de ces deux figures, on peut distinguer grossièrement 3 grandes catégories de peuplements :

GROUPE 1 : ceux des biotopes 6-9-15-16-17-18 qui appartiennent tous à la zone centrale et à la zone nord du lac. Ce sont d'ailleurs les seuls biotopes caractéristiques pour ces zones au cours de la mission de 1968. Les peuplements sont à forte dominance de *Melania* et les relevés sont assez bien groupés pour un même biotope. La position des relevés moyens dans le plan des axes 1 et 2 montre cependant que les peuplements des biotopes 9 et 17 (archipel central)

TABLEAU 6

Valeurs propres et pourcentage d'inertie expliquée par les cinq premiers axes. Analyse portant sur l'ensemble des relevés effectués au cours de chaque mission

A	Lac 1968		Lac 1970	
Inertie totale	21102		17605,8	
Vecteurs	λ	% expliqué	λ	% expliqué
1	0,4039	41,68	0,4040	44
2	0,2514	23,82	0,2461	26,8
3	0,1857	17,6	0,1773	19,31
4	0,0923	8,75	0,0458	5
5	0,0496	4,7	0,0378	4,11

TABLEAU 7

Valeurs propres et pourcentage d'inertie expliquée par les cinq premiers axes. Analyse portant pour chaque mission sur les relevés moyens par biotope

B	Lac 1968		Lac 1970	
Inertie totale	1087,5		1026,5	
Vecteurs	λ	% expliqué	λ	% expliqué
1	0,2761	53,39	0,2793	55,30
2	0,1040	20,12	0,1343	26,59
3	0,0919	17,78	0,0751	14,87
4	0,0310	6,00	0,0091	1,81
5	0,0081	1,57	0,0044	0,88

TABLEAU 8

Contributions totales des espèces à l'ensemble des axes et contributions relatives pour les trois premiers axes. Analyse portant sur l'ensemble des relevés de chaque mission sur le lac

Espèces	1968				1970			
	Contribution totale	Contribution relative			Contribution totale	Contribution relative		
		1	2	3		1	2	3
Melania	3890,9	0,850	0,086	0,061	2519,8	0,666	0,068	0,261
Cleopatria	5898,3	0,883	0,111	0,004	4884,3	0,607	0,366	0,023
Bellamya	3306,6	0,020	0,008	0,958	3725,2	0,269	0,157	0,573
Corbicula	4078,2	0,037	0,892	0,034	4634,9	0,429	0,469	0,098
Caelatura	759,9	0,002	0,016	0,027	904,7	0,118	0	0,007
Pisidium	2033,4	0,002	0,150	0,012	772,5	0,001	0,001	0,003
Byssanodonta	1150,7	0,045	0,049	0,091	185,3	0,041	0,003	0,153

TABLEAU 9

Contributions totales des espèces à l'ensemble des axes et contributions relatives pour les trois premiers axes. Analyse portant sur les relevés moyens par biotope prospecté au cours de chacune des deux missions sur le lac

Espèces	1968				1970			
	Contribution totale	Contribution relative			Contribution totale	Contribution relative		
		1	2	3		1	2	3
Melania	267,7	0,835	0,144	0,017	146,0	0,628	0,110	0,260
Cleopatra	308,6	0,890	0,028	0,063	361,6	0,787	0,196	0,016
Bellamya	185,0	0,131	0,851	0,001	203,6	0,438	0,244	0,315
Corbicula	174,0	0,144	0,001	0,840	259,5	0,365	0,503	0,130
Caelatura	15,4	0,001	0,099	0,002	22,9	0,202	0,063	0,026
Pisidium	26,6	0	0,073	0,332	17,5	0,119	0,077	0,225
Byssanodonta	110,1	0,301	0,098	0,129	15,3	0,046	0,178	0,414

Fig. 7. — Position dans le plan des axes 1 et 2 des différentes espèces et de chacun des relevés effectués sur le lac en 1968. Ces relevés sont représentés par un signe conventionnel selon le biotope auquel ils appartiennent.

Tableau 10. Liste des biotopes

1. Sable (ensemble du lac)
2. Pseudo-sable (à l'ouest du delta)
3. Pseudo-sable de la Grande Barrière
4. Argile bleue (est)
5. Argile granulaire du sud
6. Argile granulaire du nord
7. Argile granulaire de la Grande Barrière
8. Argile granulaire de l'archipel est
9. Argile granulaire de l'archipel central
10. Tourbe de l'archipel est
11. Tourbe de la Grande Barrière
12. Tourbe des îlots bancs est
13. Tourbe des îlots bancs sud
14. Tourbe des îlots bancs des eaux libres de l'est
15. Vase bleue de la zone centrale
16. Vase de la zone nord
17. Vase de l'archipel central
18. Vase des eaux libres centrales
19. Vase de la Grande Barrière
20. Vase de la zone A
21. Vase de la zone B
22. Vase des îlots bancs du sud
23. Vase de l'archipel est (ouest de Bol)
24. Vase de l'archipel est (est de Bol)
25. Vase des îlots bancs est

sont plus riches en *Bellamya* que les autres. Au contraire dans le plan des axes 1 et 3 (pour ce dernier les *Corbicula* ont une forte contribution) ces biotopes sont assez bien groupés. En fait les peuplements de ces zones sont tous pauvres en *Corbicula*.

A cet ensemble il faudrait adjoindre le biotope 5 dont la majorité des relevés est très voisin de ce premier groupe. Ce biotope est cependant pauvre en *Bellamya* (plan des axes 1 et 2 des relevés moyens).

Groupe II : Ceux des biotopes 4-7-8-11-14-23-24-25 qui sont à dominance de *Cleopatra*. Ces peuplements correspondent à des biotopes de la zone est, à l'exception des biotopes 7 et 11 qui appartiennent à la Grande Barrière. On remarquera que la dispersion des relevés sur la figure 7 est plus grande que pour le groupe 1.

Les relevés moyens sont assez bien groupés dans le plan des axes 1 et 2, mais l'axe 3 différencie assez nettement le biotope 8 et, à un degré moindre, les biotopes 24 et 25 dont les peuplements paraissent plus influencés par les *Corbicula* que ceux des autres biotopes de ce groupe.

Groupe 3 : ceux des biotopes 2-3-13-19-22 qui sont géographiquement situés entre les deux grands ensembles précédents et semblent posséder un peuplement intermédiaire, quant à la proportion relative des *Melania* et des *Cleopatra*, entre les deux peuplements extrêmes : l'un à forte dominance des *Cleopatra*, l'autre à forte dominance des *Melania*. Ces biotopes appartiennent à la zone sud, à la Grande Barrière, et à la vaste zone de pseudo-sable qui relie la Grande Barrière à la zone est. On notera cependant pour les relevés moyens que l'axe 2 différencie le pseudo-sable des eaux libres de l'est (2) du pseudo-sable de la Grande Barrière (3) plus riche en *Bellamya*. Au contraire l'axe 3 rapproche ces biotopes 2 et 3 et de manière générale, l'ensemble du groupe.

Les grandes tendances mises en évidence en 1968

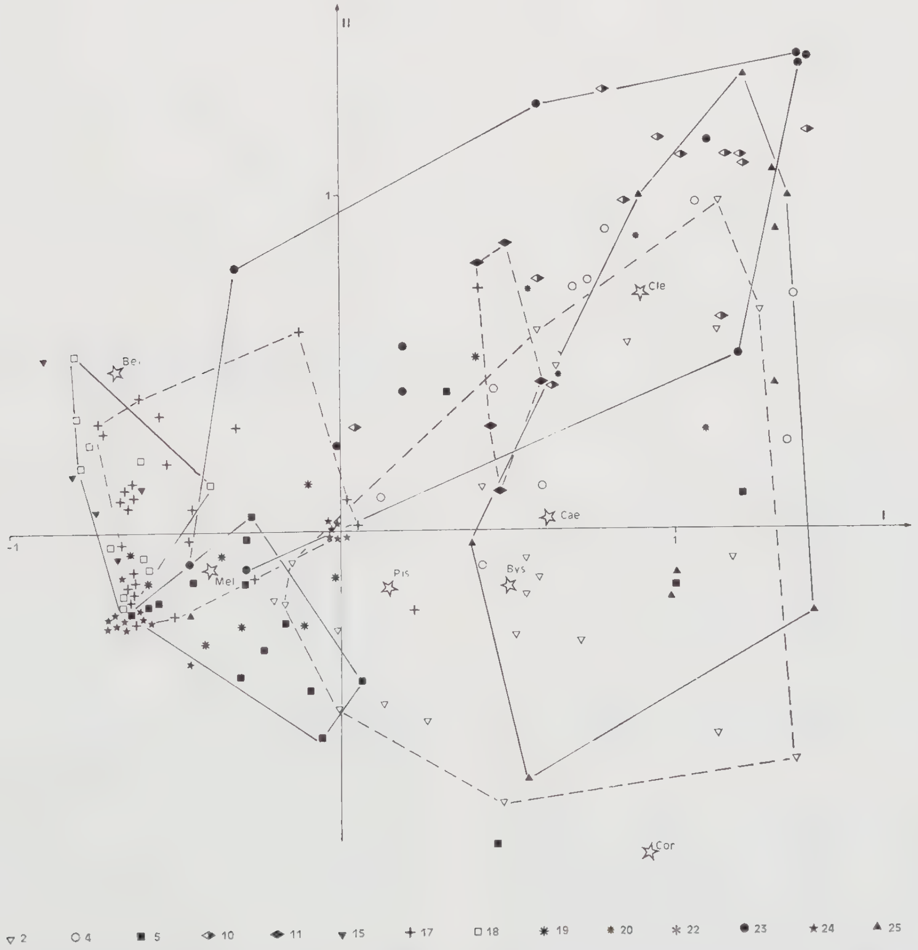


Fig. 8. — Position dans le plan des axes 1 et 2 des différentes espèces et de chacun des relevés effectués sur le lac en 1970. Ces relevés sont représentés par un signe conventionnel selon le biotope auquel ils appartiennent.

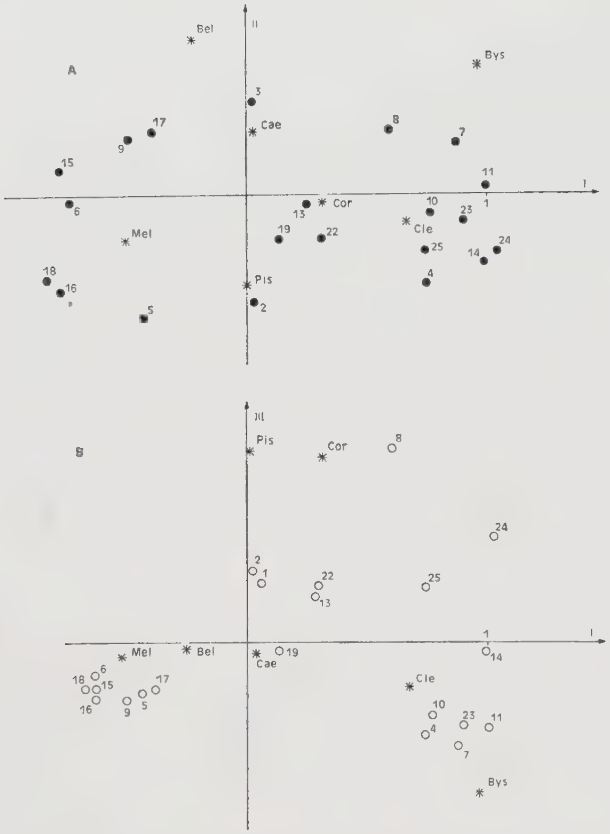


Fig. 9. — Position dans le plan des axes 1 et 2 (A) et 1 et 3 (B) des espèces et des relevés moyens par biotope prospecté en 1968 sur le lac Tchad.

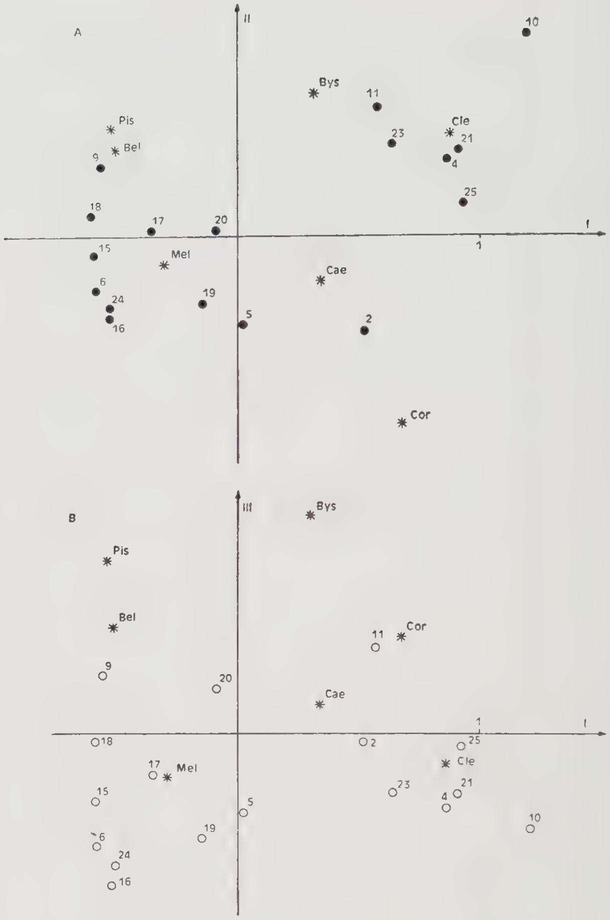


Fig. 10. — Position dans le plan des axes 1 et 2 (A) et 1 et 3 (B) des espèces et des relevés moyens par biotope prospecté en 1970 sur le lac Tchad.

se retrouvent en 1970 sur les fig. 8 et 10 avec cependant quelques petits changements :

— Le biotope 24 qui appartenait au groupe 2 se situe maintenant dans le groupe 1 des biotopes des zones nord et centrale. Il en est de même, mais de façon moins nette du biotope 19 qui se trouvait dans le groupe 3 en 1968 et du biotope 20 non prospecté en 1968.

— Bien que le relevé moyen du biotope 23 appartienne toujours au groupe 2, certains relevés de ce biotope (fig 8) ont tendance à se rapprocher du groupe 1.

— Le biotope 10 du groupe 2 s'individualise par rapport aux autres biotopes de ce groupe, et le biotope 21, non prospecté en 1968, s'adjoint au groupe 2.

— Le groupe 3 n'est plus représenté que par le biotope 2 en 1970, soit que les autres biotopes n'aient pas été prospectés, soit qu'ils aient rejoint le groupe 1. A propos du biotope 2, il faut noter au passage (fig. 7 et 8) la dispersion assez grande des relevés dont certains ont des affinités avec le groupe 1, d'autres avec le groupe 2.

— Le biotope 5 est plus individualisé qu'en 1968 par rapport au groupe 1. Il s'en distingue en particulier sur la fig. 10 par l'influence des *Corbicula* (forte contribution aux axes 1 et 2).

Toutes ces remarques concernant les modifications survenues dans le groupement des peuplements entre 1968 et 1970 apparaissent et s'expliquent plus clairement sur la fig. 11 où sont représentés les résultats, dans le plan des axes 1 et 2, de l'analyse de l'ensemble des relevés moyens des 2 années (tabl. 11).

Cette figure permet par la même occasion de vérifier la stabilité des peuplements. En 1970, on constate qu'un certain nombre de biotopes se sont déplacés plus ou moins parallèlement à l'axe 1 pour lequel les *Melania* et les *Cleopatra* ont une forte contribution. Le changement le plus marquant est celui du bio-

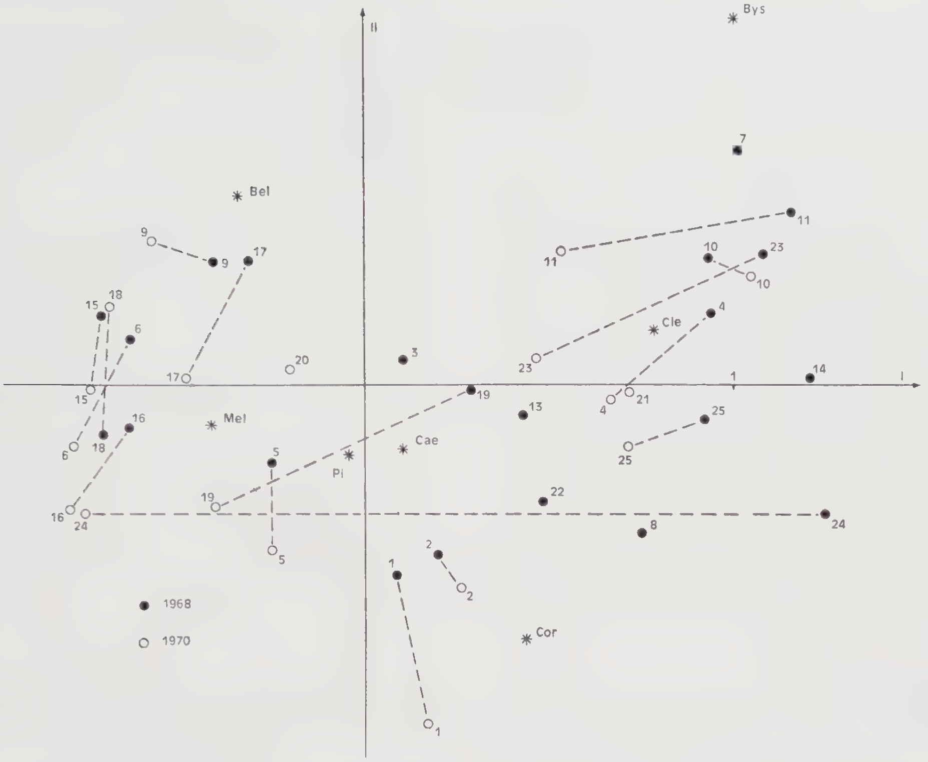


Fig. 11. — Position dans le plan des axes 1 et 2 des espèces et des relevés moyens des biotopes prospectés au cours des missions de 1968 et 1970 sur le lac Tchad.

TABLEAU 11

Analyse portant sur les relevés moyens par biotope prospecté au cours des deux missions sur le lac
A : Valeurs propres et % d'inertie expliqué par les 5 premiers axes
B : Contributions totales et relatives des espèces aux axes

A

Inertie totale	2245,4	
Vecteurs	λ	% expliqué
1	0,2853	52,4
2	0,1172	21,58
3	0,0877	16,15
4	0,0317	5,84
5	0,0145	2,67

B

Espèces	Contribution totale	Contribution relative		
		axe 1	axe 2	axe 3
Melania	432,9	0,784	0,060	0,148
Cleopatra	699,2	0,892	0,035	0,063
Bellamya	388,5	0,213	0,454	0,313
Corbicula	429,2	0,207	0,497	0,292
Caelatura	46,8	0,015	0,039	0,017
Pisidium	48,1	0,001	0,015	0,072
Byssanodonta	200,6	0,219	0,207	0,017

tope 24 dont le peuplement était à dominance de *Cleopatra* en 1968 et qui est à dominance *Melania* en 1970. Ce biotope correspond à la vase de l'archipel est à l'est de Bol et il y a donc eu dans cette région, comme à Bol, un remplacement des *Cleopatra* par les *Melania*. Ce phénomène est également net pour les biotopes 23 (archipel est à l'ouest de Bol), 11 et 19 (Grande Barrière), et de manière moins sensible pour les biotopes 4 et 25 (zone est).

Il semble donc au vu de ces résultats, que les *Cleopatra* tendent à être supplantés par les *Melania* dans plusieurs biotopes de l'est du lac.

Par rapport à l'axe 2 (contribution importante des *Corbicula* et des *Bellamya*) on note une diminution

de l'importance des *Bellamya* dans les peuplements des biotopes 6, 15, 16 et 17, avec au contraire une augmentation de l'importance de cette espèce dans le biotope 18. De même, l'importance des *Corbicula* s'est accrue en 1970 dans les peuplements des biotopes 1 et 5.

Pour beaucoup de biotopes cependant, les profils spécifiques ont relativement peu changé entre les deux années, et l'on peut considérer qu'à l'exception des biotopes 24, 19, 23 et 11, le profil du peuplement est le même dans les autres biotopes à peu de choses près. Il faut en effet tenir compte des variations dues à l'échantillonnage qui peuvent expliquer certaines des différences observées. La comparaison des résultats concernant les affinités entre peuplements obtenus par l'analyse des correspondances, avec les interprétations par la méthode des dendrogrammes de l'étude des corrélations entre relevés moyens, montre qu'il existe un certain nombre d'analogies entre les deux méthodes mais aussi des différences importantes dans les conclusions que l'on peut en tirer. Les corrélations mettent en effet en évidence en 1970 :

— Une forte affinité entre les biotopes 6, 16, 23, 24, alors que l'analyse des correspondances sépare très nettement le biotope 23 des autres.

— Un groupe de biotopes 2, 4, 5, 19, 21, 25 dont certains sont assez éloignés par l'analyse des correspondances. En particulier, les biotopes 4, 21, 25 sont très différenciés des biotopes 5 et 19 (proches l'un de l'autre) et du biotope 2 (distant des deux groupes précédents).

— Une assez nette différence entre les biotopes de la zone nord (6 et 16) et ceux de la zone centrale alors qu'ils sont tous regroupés par l'analyse des correspondances.

— Un isolement des biotopes 10 et 11 qui ne présentent aucune affinité avec les autres biotopes. L'interprétation de l'analyse des correspondances est beaucoup plus nuancée (fig. 9) et montre que ces biotopes, tout en ayant une certaine tendance à s'isoler, sont cependant proches des biotopes de la zone est. Les deux analyses mettent en évidence la différence fondamentale qui existe entre les peuplements de la zone centrale et ceux de la zone est.

A la suite de ces observations, de nouvelles analyses ont été effectuées pour essayer d'apporter d'autres informations sur les peuplements et pour essayer de tester la méthode utilisée.

Tout d'abord il a été dit que les *Pisidium* et les *Byssanodonta* étaient des espèces peu abondantes sur le lac Tchad, particulièrement en 1970. On a donc éliminé ces deux espèces des relevés moyens et soumis ces derniers à l'analyse pour vérifier si le rôle des espèces rares pouvait être considéré comme négligeable dans les recherches des affinités entre les peuplements. Les résultats sont indiqués sur les fig. 12 et 13. Il n'apparaît effectivement aucun changement notable, par rapport à l'analyse effectuée avec toutes les espèces, sur la position relative des relevés et des autres espèces. Les figures obtenues pour les deux axes sont en effet identiques aux fig. 9 et 10, si l'on effectue une rotation du plan de 180° autour de l'axe 1 en 1970.

Un autre problème que l'on peut chercher à résoudre vient des observations qui ont déjà été faites montrant généralement l'importance de deux espèces, *Melania* et *Cleopatra* qui sont presque toujours séparées par l'axe 1 et qui déterminent en grande partie la position relative des différents relevés par rapport à cet axe. On sait d'autre part que les *Melania* représentent plus de 50 % de l'effectif total en mollusques du lac. On peut se demander alors si cette espèce, très abondante, ne masque pas dans les profils certaines autres espèces qui pourraient permettre de mieux différencier les biotopes. On a donc soumis à l'analyse les relevés moyens des deux années en supprimant les *Melania*. En 1968 (fig. 14 et tabl. 12) la contribution des *Bellamya* est alors importante pour le premier axe qui isole les biotopes du groupe 1 mis en évidence précédemment pour la totalité des espèces. Il apparaît donc pour les zones nord et centrale, que les *Melania* ne constituent pas le seul lien commun entre les peuplements des divers biotopes, mais que les *Bellamya* entrent également pour une part importante dans la composition des peuplements de cette région. Les autres biotopes sont en effet tous situés sur l'axe 1 au niveau des *Cleopatra*.

L'axe 2 va quant à lui différencier le reste des peuplements en fonction de leur richesse en *Corbicula* et en *Cleopatra*. Il apparaît ainsi que les groupes 2 et 3 retenus auparavant ne sont plus justifiables dans ce cas, et que les *Corbicula* sont particulièrement bien représentés par rapport au reste de la faune surtout dans le biotope 1 (sable) et dans les biotopes 2 et 8 également.

En 1970 (fig. 15 et tabl. 13) les grandes lignes générales sont les mêmes, mais on notera cependant une diminution de l'importance relative des *Bellamya* dans le profil spécifique du biotope 17 qui a déjà été signalée à propos de la fig. 11. D'autre part, dans le biotope 5, la proportion des *Corbicula* s'est accrue par rapport à 1968. Ce biotope est très proche alors du biotope 2, ce qui semble indiquer une certaine analogie entre les profils de leurs peuplements, qui diffèrent simplement par la proportion des *Melania* (fig. 10).

Pour l'année 1970, les relevés moyens ont alors été soumis à une autre analyse où les *Melania* et les *Cleopatra* avaient été supprimés de la liste des espèces (tabl. 14 et fig. 16). Le premier axe différencie les *Bellamya* des *Corbicula*. On notera cette fois encore le bon groupement des biotopes du groupe 1 dans les peuplements desquels les *Corbicula* ne paraissent

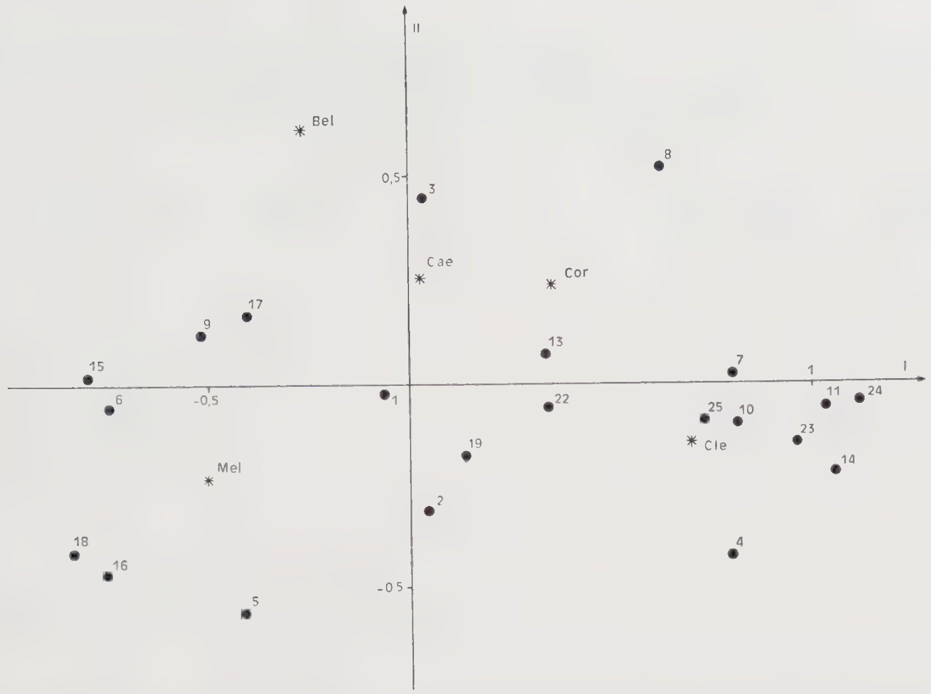


Fig. 12. — Position dans le plan des axes 1 et 2 des espèces et des relevés moyens par biotope prospecté en 1968 sur le lac. Les *Pisidium* et les *Byssanodonta* ont été enlevés de la liste des espèces pour cette analyse.

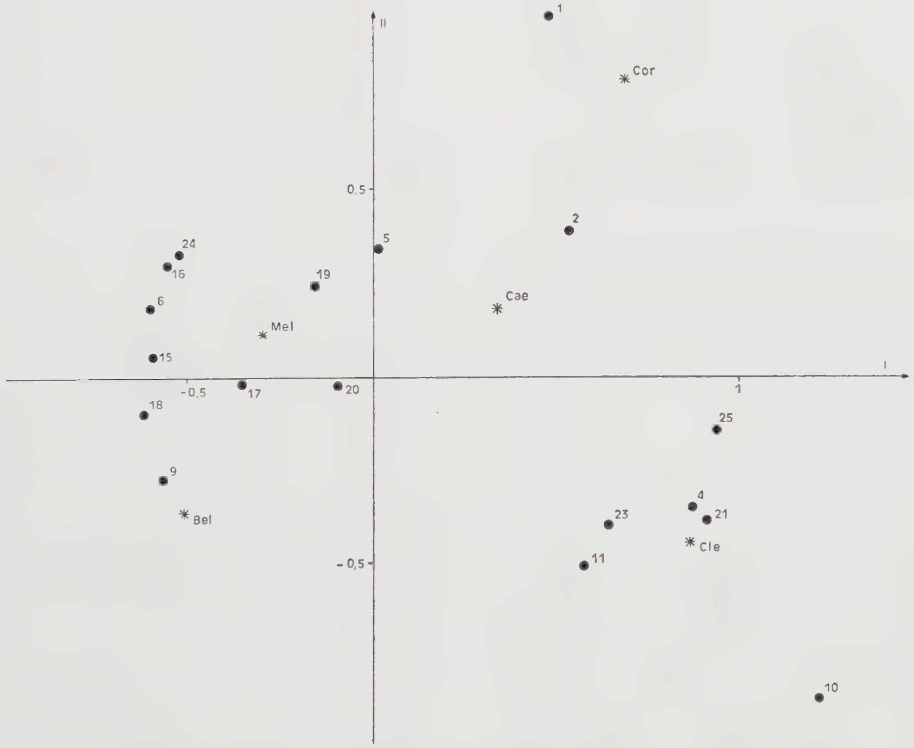


Fig. 13. — Position dans le plan des axes 1 et 2 des espèces et des relevés moyens par biotope prospecté en 1970 sur le lac Tchad. Les *Pisidium* et les *Byssanodonta* ont été retirés de la liste des espèces pour cette analyse.

TABLEAU 12

Analyse portant sur les relevés moyens par biotope prospecté en 1968 sur le lac, les *Melania* ayant été ôtés de la liste des espèces
A : Valeurs propres et % d'inertie expliquée par les 5 premiers axes
B : Contributions totales et relatives des espèces aux axes

A

Inertie totale	618,4	
Vecteurs	λ	% expliqué
1	0,2778	57,31
2	0,1407	29,04
3	0,0427	8,82
4	0,0139	2,88
5	0,0094	1,94

B

Espèces	Contribution totale	Contributions relatives		
		axe 1	axe 2	axe 3
Cleopatra	121,9	0,655	0,311	0,032
Bellamya	250,4	0,998	0,000	0,000
Corbicula	141	0,150	0,832	0,009
Caelatura	15,2	0,090	0,014	0,096
Pisidium	27,6	0,027	0,398	0,000
Byssanodonta	62,3	0,020	0,209	0,767

TABLEAU 13

Analyse portant sur les relevés moyens par biotope prospecté en 1970 sur le lac, les *Melania* ayant été ôtés de la liste des espèces
A : Valeurs propres et % d'inertie expliquée par les 5 premiers axes
B : Contributions totales et relatives des espèces aux axes

A

Inertie totale	679,3	
Vecteurs	λ	% expliqué
1	0,4613	66,72
2	0,1836	26,55
3	0,0252	3,64
4	0,0147	2,13
5	0,0065	0,94

B

Espèces	Contribution totale	Contributions relatives		
		axe 1	axe 2	axe 3
Cleopatra	151,1	0,475	0,520	0,001
Bellamya	283,7	0,992	0,005	0,000
Corbicula	189,4	0,474	0,519	0,005
Caelatura	28,6	0,141	0,062	0,769
Pisidium	20,1	0,284	0,006	0,070
Byssanodonta	7,4	0,065	0,005	0,011

jouer aucun rôle. Inversement cette espèce est prépondérante dans d'autres biotopes : 1, 2, 4, 5, 19, 21, 25.

4. Les liaisons interspécifiques.

Le problème des liaisons interspécifiques est basé sur le postulat que les espèces dont les effectifs varient conjointement dans les relevés ont des exigences écologiques communes. Ce postulat doit être utilisé avec la plus grande prudence tant que l'on ne connaît pas les exigences écologiques de chaque espèce. En effet, pour chacun des facteurs écologiques connus ou inconnus on admet qu'il existe une zone optimale de développement de l'espèce, cette zone pouvant d'ailleurs varier elle-même si d'autres facteurs se modifient. Généralement les limites ne sont pas connues et dans la majorité des cas, on se contente donc de constater la présence simultanée ou non de deux ou plusieurs espèces dans différents biotopes. Chez les mollusques benthiques du lac Tchad, on peut donc à la suite des analyses précédentes, constater deux faits importants :

Les *Melania* et les *Cleopatra* sont toujours séparés par le premier axe qui extrait le plus d'information. Cependant (fig. 9 par exemple) ces deux espèces peuvent coexister dans certains biotopes. D'autre part l'une peut remplacer l'autre comme espèce dominante (vase à Bol, biotope 24). Ces deux espèces ne sont donc pas antagonistes puisqu'elles ne s'excluent pas, mais on pourrait plutôt les qualifier de « vicariantes ».

— Les *Bellamya* sont abondants dans la zone centrale du lac et rares ailleurs. Inversement les *Corbicula* sont plus abondants à l'est de la Grande Barrière que dans la zone centrale. Ces espèces ne sont pas antagonistes car on les rencontre parfois dans le même biotope. D'autre part, l'une étant un

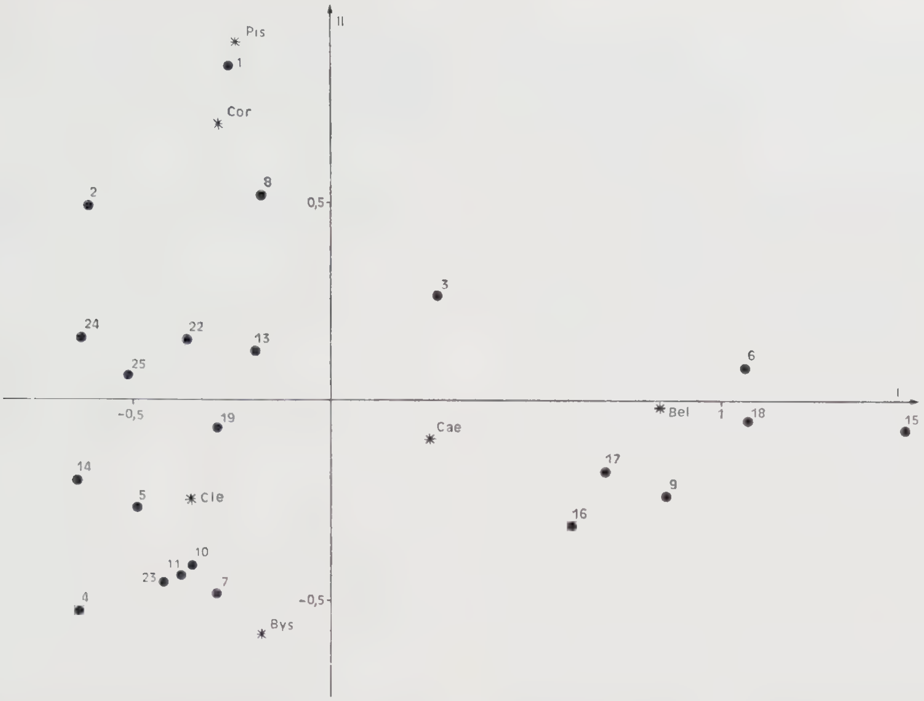


Fig. 14. — Position dans le plan des axes 1 et 2 des espèces et des relevés moyens par biotope prospecté en 1968. Les *Melania* ont été retirés de la liste des espèces pour cette analyse.

Fig. 15. — Position dans le plan des axes 1 et 2 des espèces et des relevés moyens par biotope prospecté en 1970. Les *Melania* ont été retirés de la liste des espèces pour cette analyse.

TABLEAU 14

Analyse portant sur les relevés moyens par biotope prospecté en 1970 sur le lac, *Melania* et *Cleopatra* ayant été ôtés de la liste des espèces
A : Valeurs propres et % d'inertie expliquée par les 4 premiers axes
B : Contributions totales et relatives des espèces aux axes

A

Inertie totale	376,5	
Vecteurs	λ	% expliqué
1	0,5465	86,64
2	0,0527	8,35
3	0,0175	2,78
4	0,0140	2,23

B

Espèces	Contribution totale	Contributions relatives		
		axe 1	axe 2	axe 3
Bellamya	132,2	0,993	0,001	0,003
Corbicula	184,8	0,981	0,015	0,000
Caelatura	38,9	0,285	0,707	0,004
Pisidium	12,5	0,175	0,078	0,550
Byssanodonta	9,1	0,027	0,000	0,332

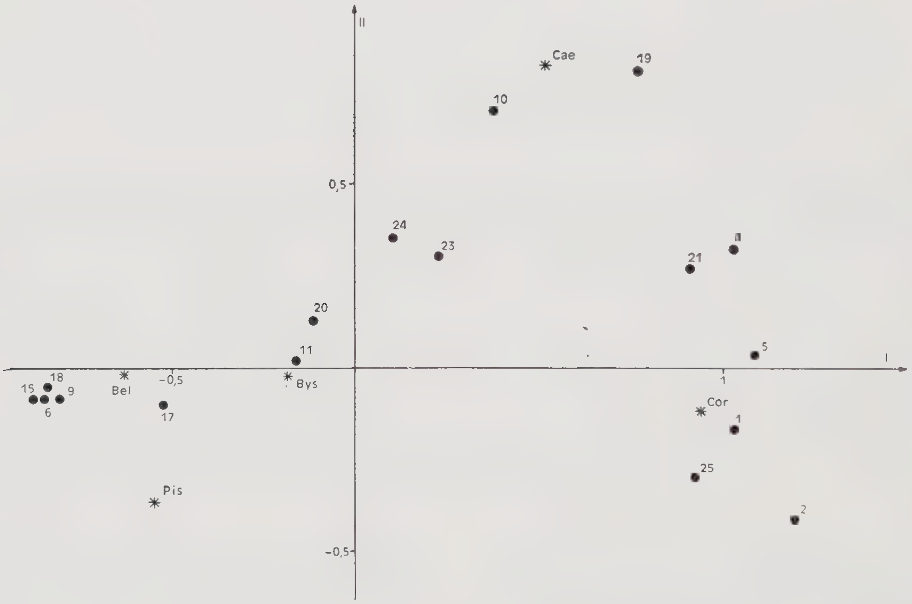


Fig. 16. — Position dans le plan des axes 1 et 2 des espèces et des relevés moyens par biotope prospecté en 1970 sur le lac. Les *Melania* et les *Cleopatra* ont été retirés de la liste des espèces pour cette analyse.

Lamellibranche et l'autre un Prosobranche, leur mode de vie est très différent et l'on ne peut pas les considérer comme des espèces vicariantes. Il semble que ce soit alors les conditions écologiques différentes dans les deux zones qui expliquent leur répartiton. Les *Corbicula* se rencontrent en effet en abondance sur le fonds de sable, de pseudo-sable et d'argile granulaire, autant de types de sédiments qui sont rares dans la zone centrale.

On peut chercher à retrouver par l'analyse des correspondances, les groupes d'espèces mis en évidence par les corrélations.

Pour la zone de Bol tout d'abord, on avait trouvé en 1970 une forte corrélation entre les *Cleopatra*, *Corbicula*, *Caelatura* et *Byssanodonta*. Ce groupe se retrouve par les correspondances (fig. 5). Les *Bellamya* sont assez proches de ce groupe mais *Pisidium* et *Melania* sont bien individualisés. Ces résultats sont comparables à ceux obtenus par les corrélations.

En 1967, il en était de même pour les deux groupes d'espèces observés : *Melania* et *Pisidium* d'une part, *Cleopatra*, *Corbicula*, *Caelatura*, *Bellamya* et *Byssanodonta* d'autre part.

On retrouve donc par les deux méthodes une constante pour ces deux années : le groupe des espèces *Cleopatra*, *Corbicula*, *Caelatura* et *Byssano-*

donta, et à un moindre degré *Bellamya*, qui paraissent avoir des exigences écologiques communes dans cette zone tout au moins. Il faut noter que ces espèces sont surtout abondantes dans les argiles. Par contre *Melania* et *Pisidium*, assez proches en 1967, sont nettement séparés en 1970.

Pour l'ensemble du lac maintenant, les corrélations avaient mis en évidence en 1970 le groupe *Corbicula*, *Caelatura*, *Cleopatra* et deux autres sous-groupes : *Byssanodonta Pisidium* et *Melania-Bellamya*. Il apparaît que ce classement n'est plus tout à fait le même par les correspondances et que les espèces sont séparées les unes des autres à l'exception de *Pisidium* et *Bellamya*.

En 1968, la seule proximité constatée par rapport aux trois premiers axes est celle qui existe entre *Corbicula* et *Pisidium*.

De l'ensemble de ces analyses, il apparaît donc que les liaisons interspécifiques sont variables d'une année à l'autre, et de la zone de Bol à l'ensemble du lac. La seule conclusion réelle que l'on puisse tirer est qu'il n'existe aucune liaison constante entre les diverses espèces de mollusques benthiques du lac Tchad. Mais on peut également en conclure que la recherche des liaisons interspécifiques ne peut se faire sur une simple série de relevés sans risque d'interprétations erronées. Dans certaines conditions, certaines espèces ont effectivement des variations d'abondance identiques. Il reste à le vérifier dans d'autres conditions pour prouver que ces liaisons ne sont pas fortuites.

5. Discussions et conclusions.

Les résultats généraux de l'analyse des correspondances appliquée aux peuplements benthiques des mollusques du lac Tchad sont, dans leurs grandes lignes, identiques aux résultats obtenus précédemment par l'interprétation des matrices de corrélation. On peut cependant grâce à l'analyse des correspondances, pousser plus loin l'étude des données, et en extraire davantage d'informations. L'interprétation des axes principaux d'inertie permet, à l'aide des proximités entre relevés et espèces, d'expliquer dans une certaine mesure les raisons des affinités observées entre certains peuplements.

Les principaux faits mis en évidence en ce qui concerne les peuplements sont les suivants :

— Influence de la nature des fonds, ou du moins des conditions qui prévalent à leur niveau, sur la composition des peuplements en mollusques. Dans la zone de Bol en particulier, l'ensemble des relevés effectués sur un même type de substrat se différencie généralement assez nettement des autres relevés. Sur le lac et pour des biotopes appartenant à une même zone géographique, la nature des fonds intervient sur la composition des peuplements. C'est le cas, sur la fig. 9 des biotopes 19 (vase) et 11 (tourbe) de la Grande Barrière, 24 (vase) et 10 (tourbe) de l'archipel est, 5 (argile granulaire) et 22 (vase) de la zone sud.

– Présence de deux grandes zones de peuplements bien distinctes géographiquement. Elles sont surtout mises en évidence dans l'analyse par l'importance relative des espèces *Melania* et *Cleopatra* dans la composition des profils spécifiques. Ce sont les zones nord et centrale à forte dominance des *Melania*, et la zone est à forte dominance des *Cleopatra* en 1968 (ce phénomène n'est plus aussi net en 1970 du fait du remplacement des *Cleopatra* par les *Melania* dans certains biotopes). Entre ces deux zones existe un certain nombre de peuplements de transition dans lesquels les *Melania* et les *Cleopatra* ont une importance relative plus ou moins équivalente. Selon leur proximité géographique de l'un des deux ensembles précédents, ces peuplements de transition seront plus ou moins influencés cependant par l'une ou l'autre des espèces dominantes.

Les peuplements de la zone centrale s'individualisent également par la proportion élevée des *Bellamya* et le peu d'importance des *Corbicula*. Au contraire, dans les autres biotopes du lac, les *Corbicula* jouent un rôle beaucoup plus grand que les *Bellamya* dans la composition des profils.

— Mise en évidence d'un processus d'évolution des peuplements dans la zone est où les *Melania* ont supplanté les *Cleopatra* à Bol, mais aussi dans d'autres biotopes (24 en particulier).

On peut faire quelques remarques en ce qui concerne la méthode utilisée ici et en particulier le groupement des relevés appartenant à un même biotope. On constate en effet sur les fig. 7 et 9 par exemple, que les relevés des biotopes de la zone est sont généralement moins groupés que ceux de la zone centrale. Il peut y avoir deux raisons à cela. L'une est que l'on a affaire à un peuplement hétérogène, ce qui est vraisemblablement le cas en 1970 du biotope 23 (fig. 8) dans lequel (et comme pour le biotope 24 où l'évolution est achevée) les *Melania* semblent être en train d'éliminer les *Cleopatra* en certains endroits. Mais d'autre part, le profil d'un relevé sera d'autant plus perturbé par la présence ou l'absence d'un individu ou d'une espèce que le nombre d'individus recueillis sera lui-même plus faible. Si l'on travaille toujours avec la même surface d'échantillonnage (comme ce fut le cas ici) certains prélèvements peuvent renfermer plusieurs centaines d'individus et d'autres en contenir moins d'une dizaine. Il est certain que l'allure des profils (en pourcentage d'abondance des espèces) sera susceptible de varier beaucoup plus pour les relevés où la densité des individus est faible que pour ceux où la densité est élevée. A la limite, sur des peuplements très clairsemés, il n'est

pas inconcevable de récolter un seul individu d'une espèce dans un prélèvement et un seul individu d'une autre espèce dans un autre prélèvement. Il est alors très probable que ces deux relevés ne seront pas situés à proximité l'un de l'autre sur le plan de projection des axes principaux. On ne peut en déduire pour autant que les relevés appartiennent à deux peuplements distincts car on se trouve alors à la limite d'utilisation de la méthode. Dans ce cas l'expérience du biologiste doit intervenir pour apprécier la validité des résultats obtenus. Ce problème se pose pour beaucoup de biotopes de la zone est du lac Tchad où la densité est faible et dont les relevés sont beaucoup plus dispersés que ceux de la zone centrale où la densité est élevée.

On remarquera en particulier sur un exemple précis, celui du biotope 23 (fig. 7) que trois relevés sont très éloignés des autres. Or ils ne renferment pas l'espèce dominante *(Cleopatra)* de cette région où la densité n'est que de quelques individus par prélèvement. On peut estimer dans ce cas que les fluctuations observées sont dues au hasard de l'échantillonnage plutôt qu'à une hétérogénéité des peuplements. La variabilité observée pour les relevés du biotope 25 a également la même origine.

Il n'en est cependant plus de même pour les relevés du biotope 2 qui correspond à la vaste zone pseudo-sable qui relie la zone est à celles du sud et de la Grande Barrière.

Dans ce cas la densité des peuplements est assez élevée. La grande dispersion des relevés provient vraisemblablement de l'hétérogénéité du peuplement de ce type de sédiment, peut-être due à la grande surface occupée et au fait que ses extrémités coïncident avec des zones de peuplements très différents.

BIBLIOGRAPHIE

Benzécri (J. P.), 1968. — Distances distributionnelles et métriques du χ^2 en analyse factorielle des correspondances. Publ. du labor. de Stat. I.S.U.P. Paris.

Cordier (B.), 1965. — L'analyse des correspondances. Thèse de 3e cycle, Rennes.

Dupont (B.), Lévêque (Ch.), 1968. — Biomasse en mollusques et nature des fonds dans la zone est du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, II, 2 : 113-126.

Lebart (L.), Fénelon (J. P.), 1971. — Statistique et informatique appliquées. Dunod, Paris, 426 p.

Lévêque (Ch.), 1972. — Mollusques benthiques du lac Tchad : écologie, étude des peuplements et estimation des biomasses. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, VI, 1 : 3-46.

CHAPITRE II

ETUDE DE LA PRODUCTION

L'étude de la production des écosystèmes, qui a suscité des recherches de plus en plus nombreuses au cours de ces dernières années, constitue une approche quantitative plus réaliste des phénomènes naturels qui se déroulent dans l'écosystème que de simples estimations de biomasse. De tels travaux sont indispensables à un double point de vue : sur le plan théorique, ils conduisent à une meilleure compréhension du fonctionnement des écosystèmes ; sur le plan pratique, ils permettent d'envisager une exploitation plus raisonnée des milieux naturels.

Dans le domaine des eaux continentales, le Programme Biologique International en particulier, a favorisé et encouragé les recherches sur la production dans les eaux douces. C'est dans cet esprit qu'ont été entreprises les recherches sur le lac Tchad effectuées par l'équipe d'Hydrobiologie de l'ORSTOM. Un tel programme se justifiait d'autant plus que le lac Tchad contribue notamment à l'économie des pays riverains et que la pêche en particulier se développe très rapidement dans le lac et dans son réseau fluvial. Il s'agissait néanmoins d'un programme ambitieux qui, en raison de la diversité des peuplements ne pouvait être réalisé que par la collaboration d'une équipe de spécialistes travaillant chacun dans des domaines particuliers. Les recherches sur la productivité des mollusques benthiques, un des groupes zoologiques les mieux représentés dans la biomasse (LEVEQUE, 1972), constituent donc un élément important dans la réalisation de ce programme.

Tout essai d'estimation de la production de populations naturelles implique l'acquisition de données de base sur la vitesse de croissance des espèces d'une part, sur la structure démographique et la densité des peuplements d'autre part. Dans le cas présent, il était hors de question d'étudier la production des mollusques dans les différents biotopes du lac. L'obtention

Fig. 1 - Situation des stations étudiées.

des données de base nécessite en effet des observations assez régulièrement espacées dans le temps qui auraient posé des problèmes matériels insurmontables en raison de la superficie du lac qui est de l'ordre de 20 000 km^2. Il était donc indispensable de choisir quelques stations dans lesquelles les peuplements pourraient être considérés comme représentatifs des peuplements du lac, et d'extrapoler ensuite les résultats obtenus à l'ensemble de la biomasse. Ces stations devaient être facilement repérables, accessibles et héberger si possible la majorité des espèces importantes dans la biomasse de l'ensemble du lac.

Le choix a porté sur les zones de Bol, Samia et Baga Kawa (fig.1). Dans chacune de ces localités, des élevages <u>in situ</u> ont été réalisés pour calculer la courbe de croissance des différentes espèces, et des prélèvements ont été effectués assez régulièrement dans quelques stations. Le dépouillement de ces prélèvements a permis de connaître les variations saisonnières de densité, d'établir les structures démographiques des populations et de préciser la biologie des espèces, en ce qui concerne notamment les périodes de reproduction. En outre des observations complémentaires ont été réalisées pour certaines espèces dans d'autres endroits du lac comme le delta du Chari par exemple.

A - DYNAMIQUE DES PEUPLEMENTS ET ETUDE DEMOGRAPHIQUE

L'étude des variations de densité en fonction du temps est un préliminaire indispensable à toute estimation de production d'une population naturelle. Dans le cas des mollusques du lac Tchad, dont la durée de vie est égale ou supérieure à un an, cette étude a été suivie durant un cycle annuel qui fait intervenir les fluctuations saisonnières d'ordre climatique ou hydrologique. Conjointement à ces observations, l'analyse de la structure démographique et de son évolution au cours d'une série chronologique de prélèvements, permet d'interpréter les variations de densité et de préciser la biologie des espèces.

Un certain nombre d'observations préliminaires concernant les variations saisonnières de densité des mollusques benthiques du lac Tchad avait déjà été réalisé dans la zone est du lac (DEJOUX, LAUZANNE, LEVEQUE, 1969). Ces études ont été reprises et complétées à Bol et étendues à d'autres régions du lac (Samia et Baga Kawa).

1 - METHODES

Les prélèvements ont été réalisés avec une benne d'Ekman de 30 cm de côté. Le sédiment récolté a été lessivé sur des tamis de maille 0,8 mm et les mollusques triés sur place étaient conservés dans l'alcool à 70°.

Les observations ont été effectuées dans trois localités éloignées géographiquement (Bol, Samia, Baga Kawa) afin de comparer la dynamique des populations d'une même espèce dans diverses conditions de milieu. Pour chacune de ces localités quelques stations choisies en fonction de la nature des fonds ont fait l'objet de prélèvements réguliers. Dans les deux stations de Samia et les trois stations de Baga Kawa, vingt coups de bennes étaient donnés lors de chaque passage. Dans les trois stations de Bol où la densité des organismes est plus faible, la surface de prélèvements était de trois à six mètres carrés suivant les stations.

Pour les espèces qui constituent une part importante de la biomasse (LEVEQUE, 1972) et dont on voulait étudier la productivité, la structure en taille de la population a été déterminée lors de chaque prélèvement dans un certain nombre de stations où elles étaient bien représentées. Une des dimensions de la coquille (hauteur pour les Prosobranches, largeur pour les Lamellibranches) était prise comme critère pour établir les histogrammes d'abondance des individus par classe de taille. Ce sont les mêmes dimensions qui ont été utilisées pour établir les courbes de croissance en taille des espèces. Pour chaque prélèvement, et pour chaque espèce, quelques centaines d'individus étaient généralement mesurés, lorsqu'ils étaient en nombre suffisant tout au moins. Les mensurations étaient faites à la loupe binoculaire à oculaire micrométrique pour les espèces de petite taille (classes de taille de 5 en 5 divisions micrométriques, 5 divisions = 0,875 mm) ou au pied à coulisse (classes de taille de mm en mm).

Les structures en taille des populations ont été utilisées pour interpréter les variations de densité des espèces. Elles ont servi également de base aux calculs de la production. Il faut noter que l'interprétation des variations de densité au cours de séries chronologiques dans une même station, nécessite parfois de faire appel à des phénomènes d'émigration ou d'immigration. Bien que ces phénomènes existent et soient parfois démontrables, il n'en reste pas moins qu'il est souvent difficile de faire la part exacte entre immigration et mortalité par exemple. En raison de cette difficulté, l'influence possible de ces facteurs sera sous-entendue dans les interprétations ultérieures.

2 - STRUCTURES EN TAILLE DES POPULATIONS ET DYNAMIQUE DES PEUPLEMENTS

2.1 Bol

A la suite d'une étude préliminaire qui avait montré l'influence de la nature des fonds sur la composition des peuplements en mollusques benthiques (DUPONT et LEVEQUE, 1968), des prélèvements réguliers ont été effectués de novembre 1967 à avril 1970 dans trois stations de la région de

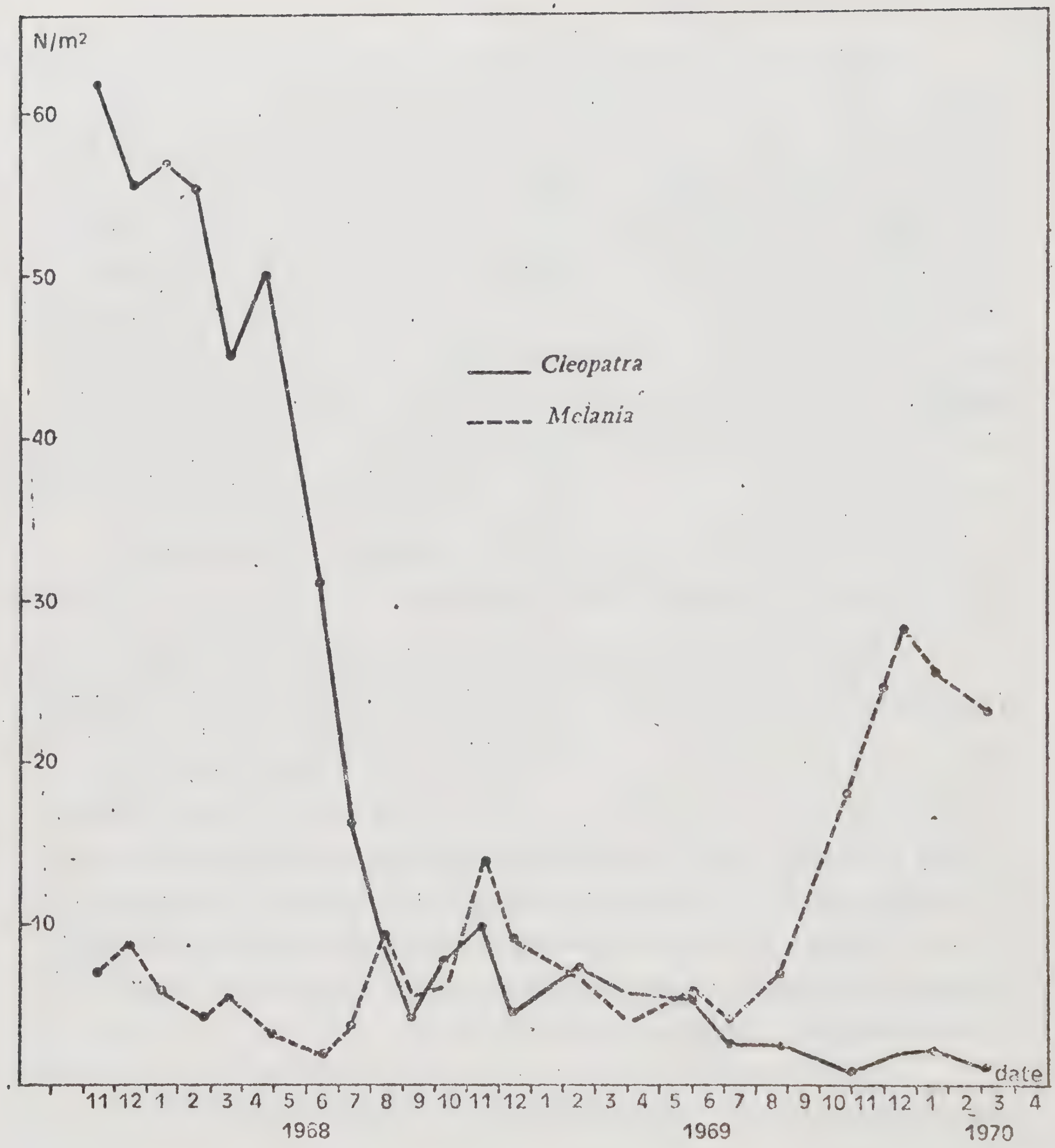


Fig. 2 - Bol, station 1 ; variations de la densité des principales espèces au cours de la période d'observation (novembre 1967 à mars 1970).

Bol, chacune de ces stations correspondant à un type de fond déterminé.

- station 1 sur fond de vase (fig. 2).

Nettement dominants en 1967, les Cleopatra régressent rapidement vers le milieu de 1968 puis plus lentement jusqu'en 1970. Au contraire, les Melania peu abondants en 1967 et 1968, voient leur densité augmenter en 1969 et 1970.

On assiste donc à une évolution en sens inverse de la densité de ces deux espèces et au remplacement progressif des Cleopatra par les Melania entre 1967 et 1970. Ce phénomène n'est pas particulier à la station étudiée et l'on a pu montrer (LEVEQUE, 1972) que cette évolution était non seulement générale à tous les fonds de vase de la région de Bol, mais affectait également une grande partie des fonds de vase de l'archipel est. L'augmentation de la teneur en eau des vases en liaison avec la baisse du niveau du lac pourrait expliquer ce remaniement dans la structure des peuplements.

- station 2 sur argile molle (fig. 3)

Cleopatra est l'espèce dominante dans cette station. Sa densité décroit d'abord lentement et plus ou moins régulièrement de décembre 1967 à août 1969 puis remonte assez brutalement en octobre 1969 pour décliner de nouveau par la suite. L'examen des structures de taille (fig. 4) permet de constater que l'augmentation de densité en octobre 1969 résulte d'une forte natalité (un mode de jeunes bien marqué à cette époque), alors que cette dernière paraît être faible et ne pas compenser la mortalité naturelle durant tout le reste de la période d'observation. Il n'apparaît donc pas de cycle saisonnier d'abondance des Cleopatra dans cette station, alors que l'on observe chaque année un maximum de densité des Corbicula en début de saison fraîche qui correspond à une période de forte reproduction de l'espèce. Les Byssanodonta, abondants en novembre 1967 diminuent rapidement et disparaissent presque complètement par la suite.

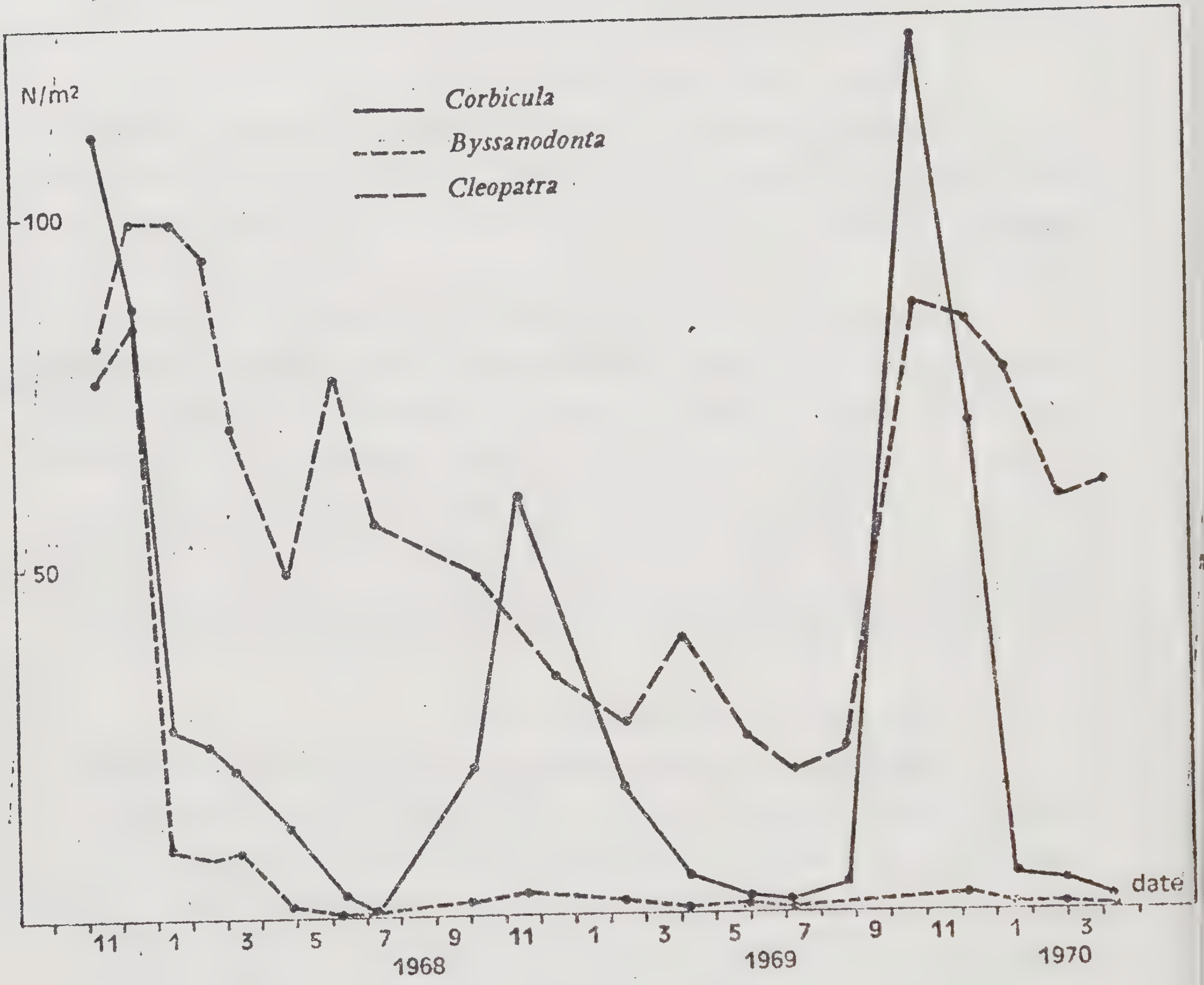


Fig. 3 - Bol, station 2 ; variation de la densité des principales espèces au cours de la période d'observation (novembre 1967 à avril 1970).

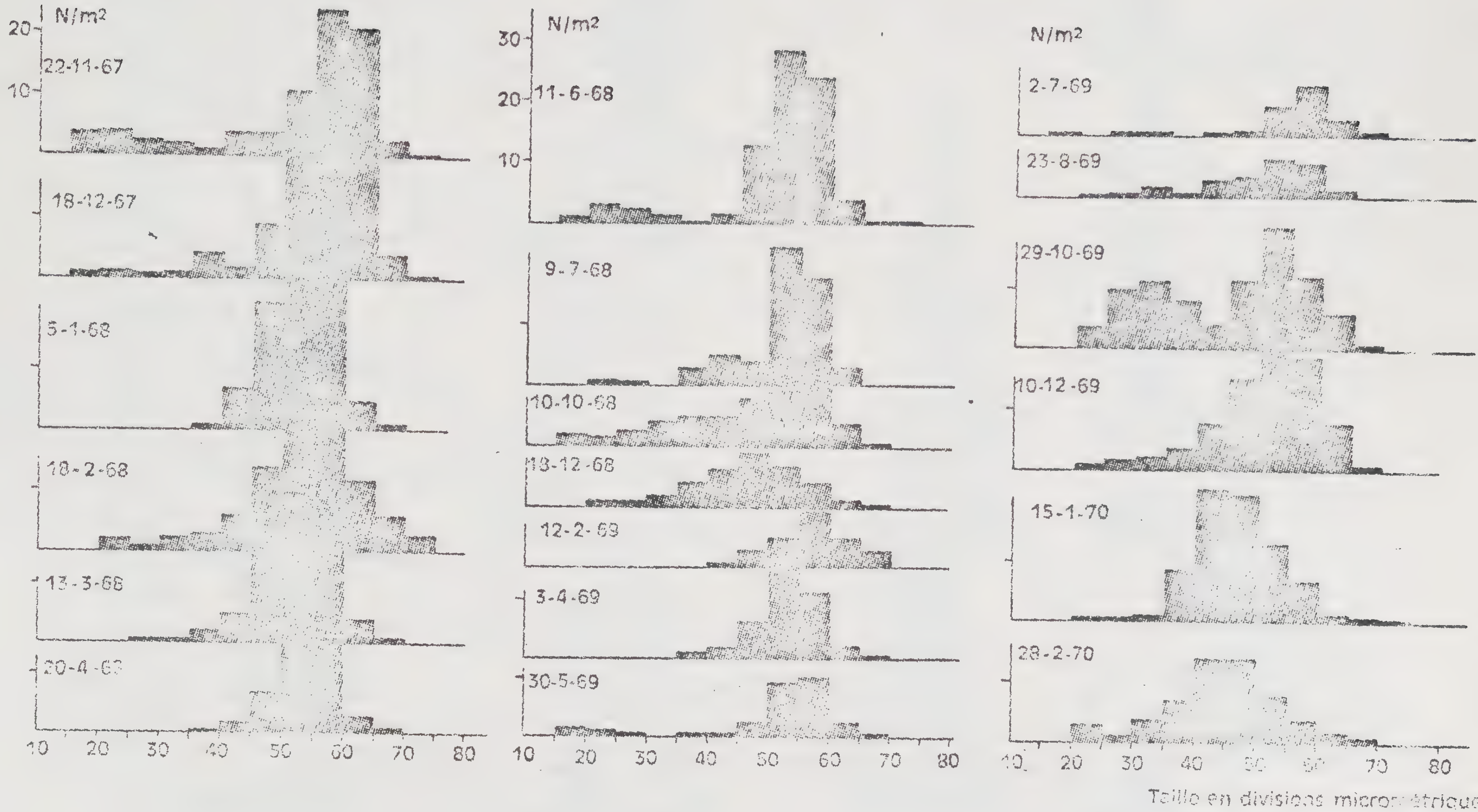


Fig. 4 - Bol, station 2 ; structure en taille des populations de Cleopatra au cours des prélèvements successifs.

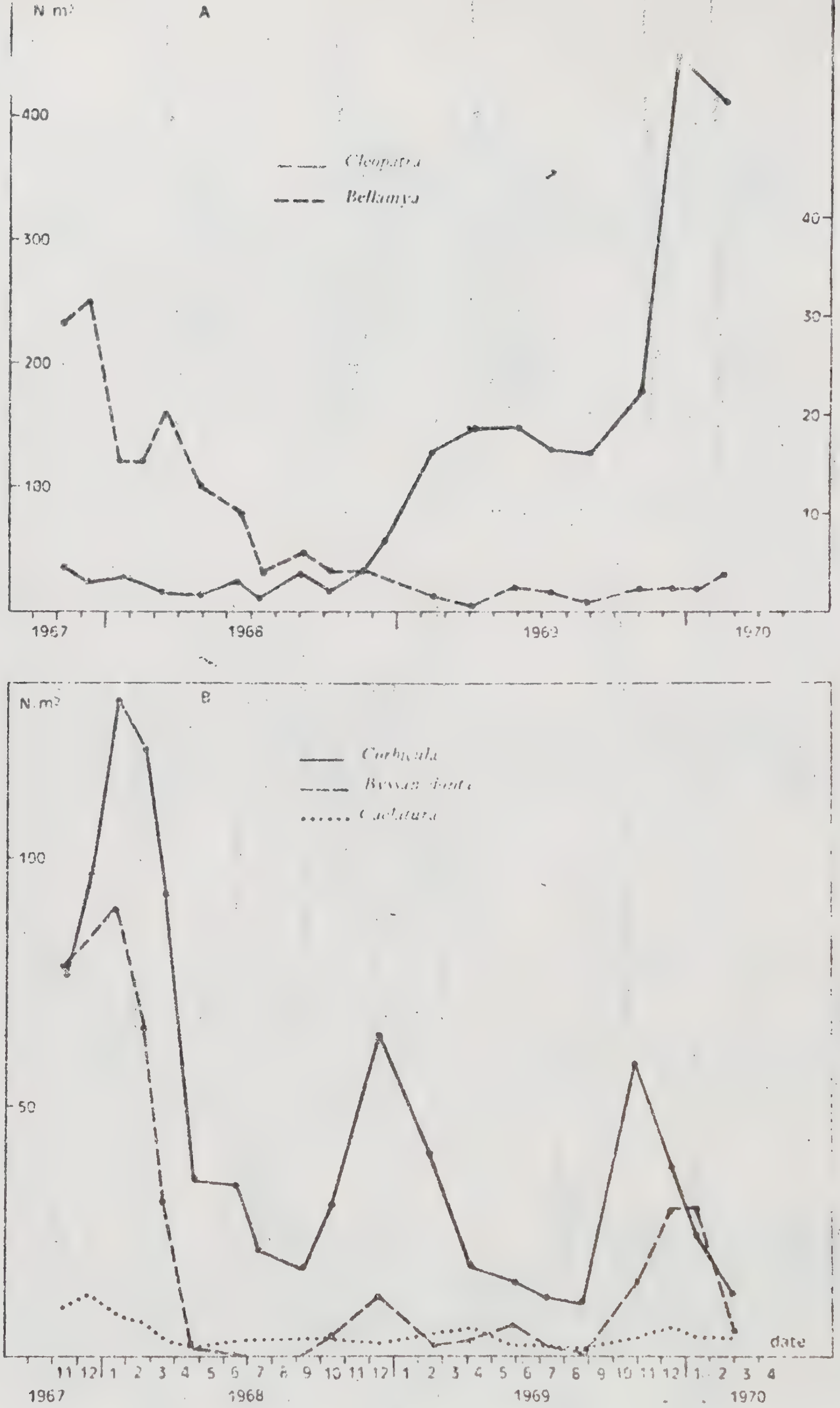


Fig. 5 – Bol, station 3 ; variations de la densité des principales espèces au cours de la période d'observation (novembre 1967 à mars 1970).

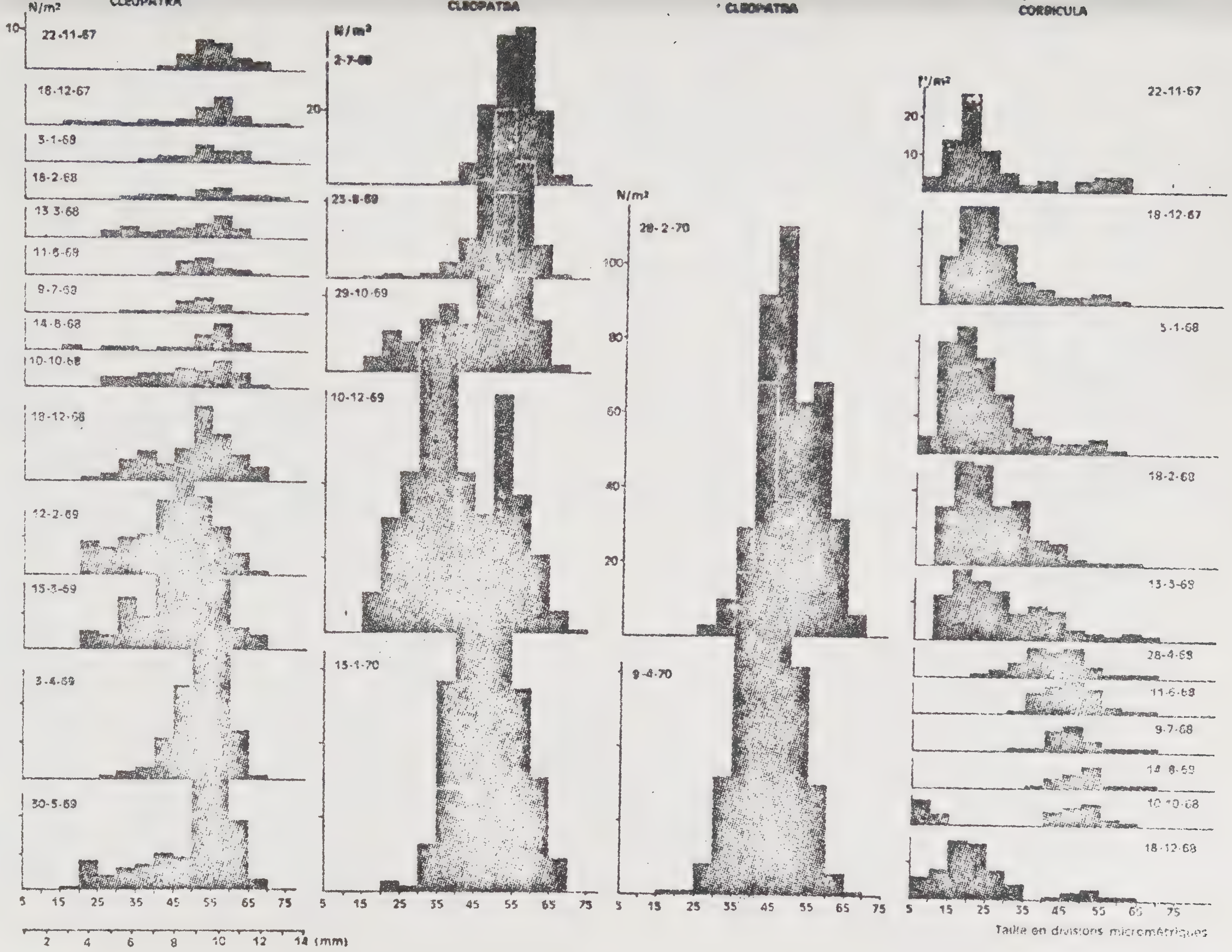


Fig. 6 - Bol, station 3 ; structure en taille des Cleopatra et des Corbicula au cours des prélèvements successifs.

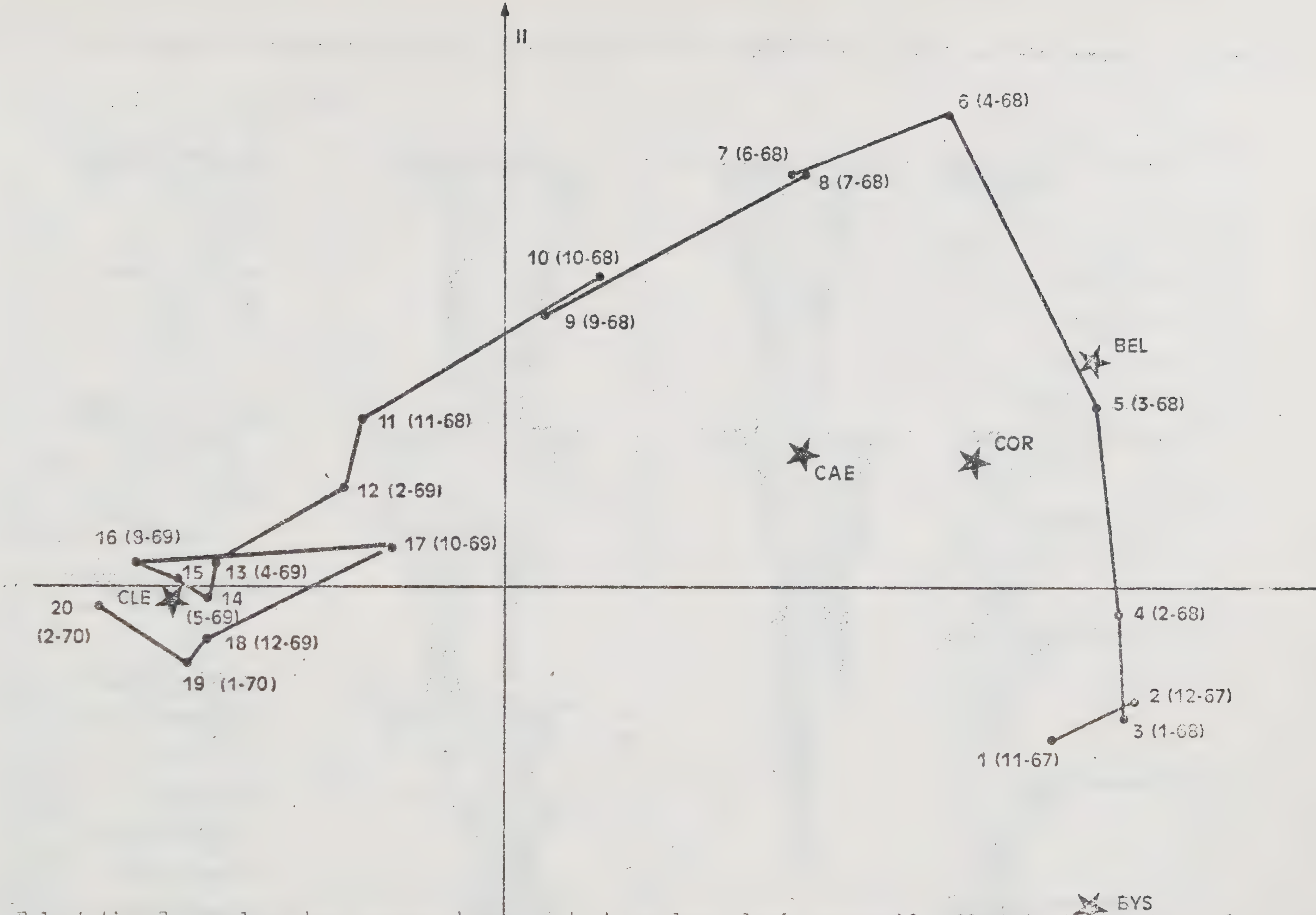


Fig. 7 - Bol station 3 ; analyse des correspondances portant sur les relevés successifs effectués de novembre 1967 à février 1970. Position des relevés et des espèces dans le plan des axes 1 et 2.

- station 3 sur fond d'argile granulaire (fig. 5)

Les fonds d'argile granulaire sont les plus riches en espèces de la région de Bol et hébergent une grande partie de la biomasse en mollusques benthiques de cette région. A l'inverse de ce qui se passe dans la station 2, la densité des Cleopatra, assez faible au début des observations, augmente en deux paliers, l'un au début de 1969, l'autre à la fin de 1969, pour atteindre des densités moyennes de 400 individus par m^2. L'examen des structures en taille des populations montre que ces deux augmentations de densité sont le résultat d'une forte natalité (fig. 6). Les Corbicula comme à la station 2 ont un cycle saisonnier bien marqué avec un maximum en début de saison fraîche qui correspond également à une période de forte reproduction (fig. 6). Le même phénomène s'observe avec les Byssanodonta pour lesquels il existe également un cycle saisonnier d'abondance. La densité des Bellamya régresse très rapidement au début de 1968 et cette espèce disparaît presque complètement par la suite. Enfin, l'effectif des Caelatura ne paraît pas sensible aux variations saisonnières et leur densité reste toujours faible et constante durant la période d'observation.

L'évolution de la composition spécifique du peuplement de la station 3, entre 1967 et 1970, peut être mise en évidence en soumettant les relevés mensuels à l'analyse des correspondances (fig. 7) (LEVEQUE et GABORIT, 1972). A dominance de petits Lamellibranches (Corbicula et Byssanodonta) à la fin de 1967 et au début de 1968, le peuplement se modifie progressivement au cours de 1968 pour devenir à dominance de Cleopatra. La densité de cette dernière espèce n'a pas augmenté durant cette période, mais celle des petits Lamellibranches a, par contre, fortement diminué. Par la suite, le peuplement reste relativement stable et toujours à dominance de Cleopatra dont la densité augmente alors que celle des Corbicula et des Byssanodonta reste faible.

L'étude des variations de densité des mollusques benthiques dans les trois stations précédentes confirme et explique un certain nombre de conclusions obtenues à partir de l'étude des peuplements dans la région de

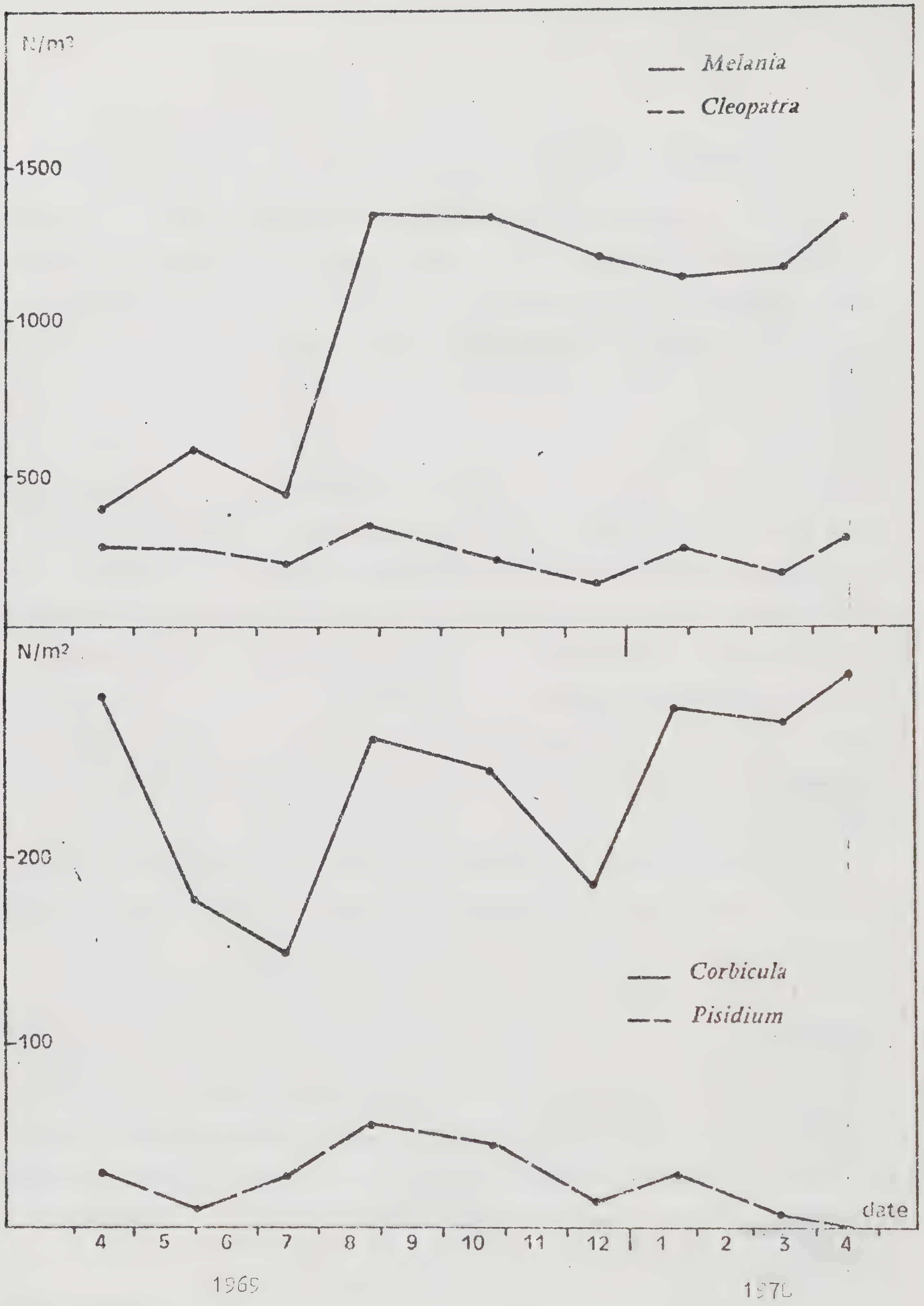


Fig. 8 – Samia, station 1 ; variations de la densité des principales espèces au cours de la période d'observation (avril 1969 à avril 1970).

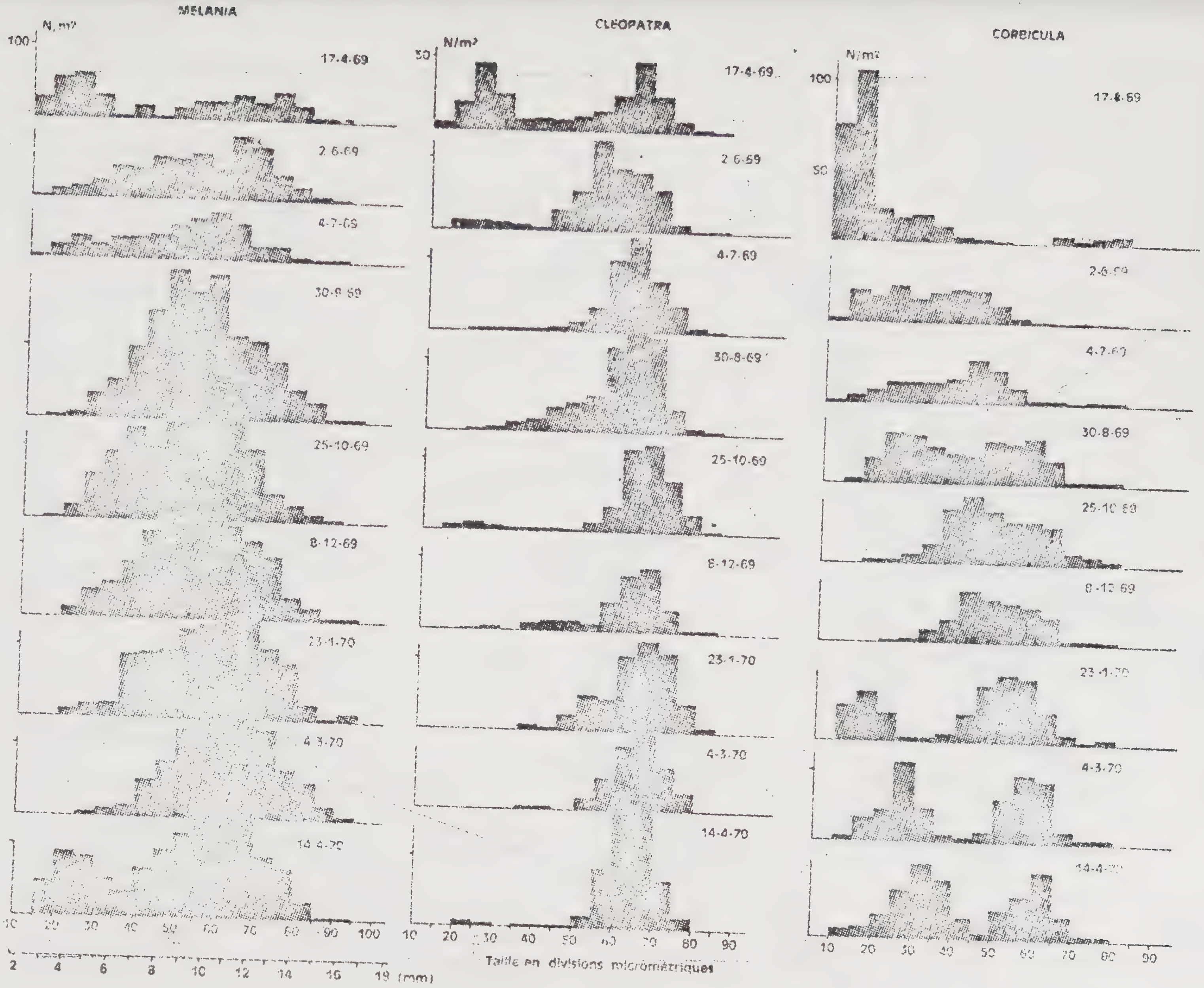


Fig. 9 – Samia, station 1 ; structure en taille des populations de *Melania*, *Cleopatra* et *Corbicula* au cours des prélèvements successifs.

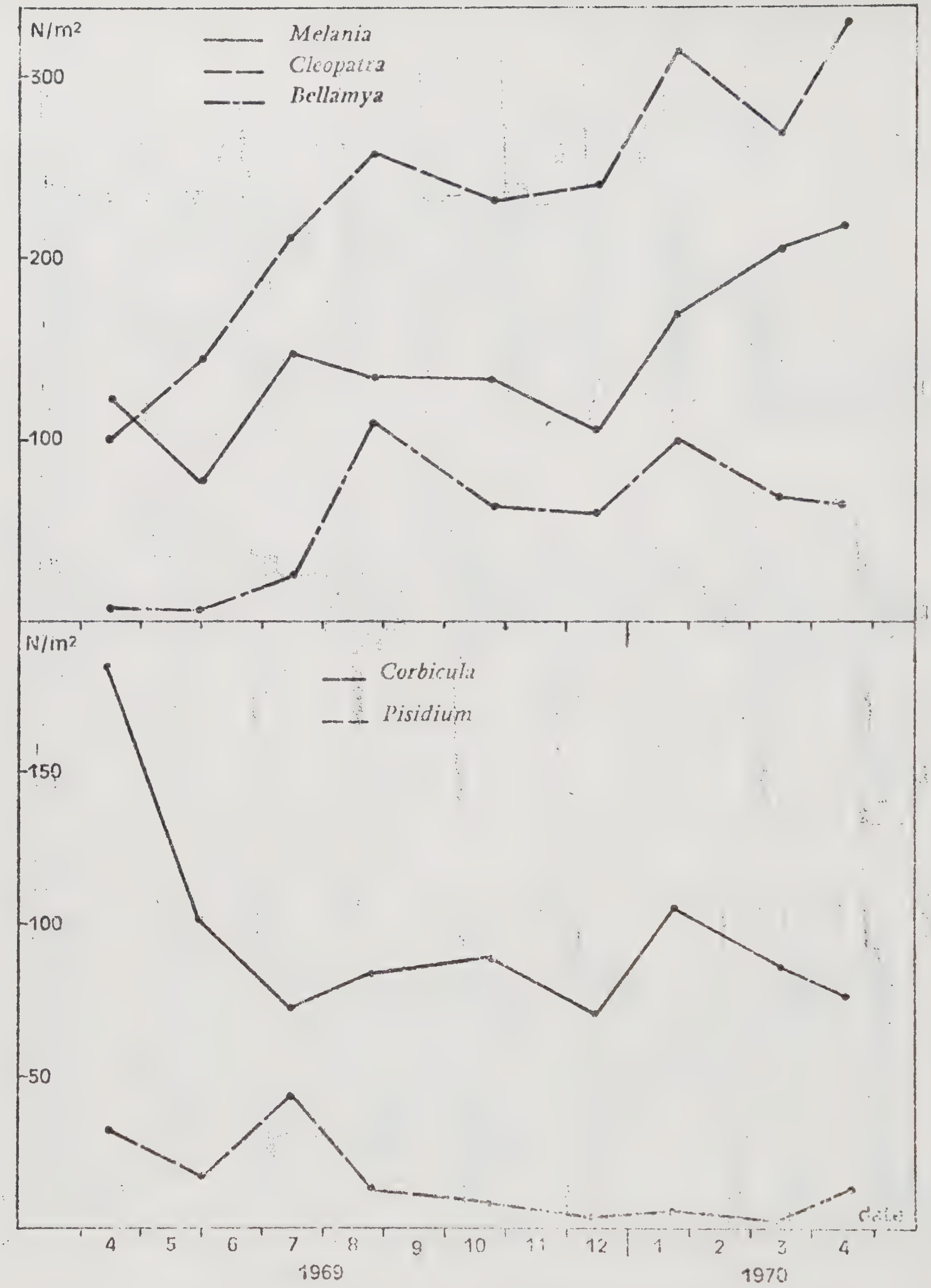


Fig. 10 – Samia, station 2 ; variations de la densité des principales espèces au cours de la période d'observation (avril 1969 à avril 1970).

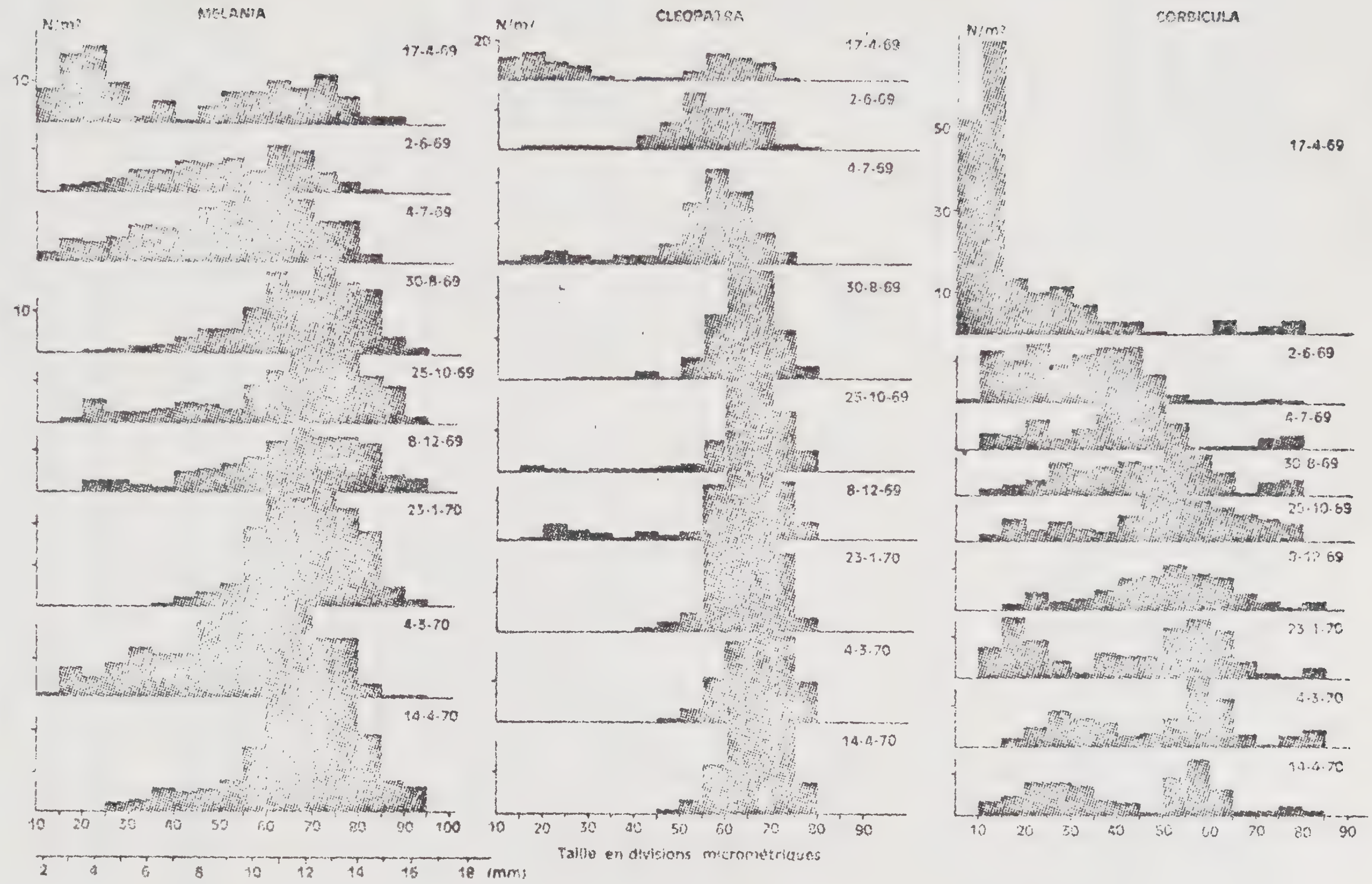


Fig. 11 - Samia, station 2 ; structure en taille des populations de *Melania*, *Cleopatra* et *Corbicula* au cours des prélèvements successifs.

Bol en 1967 et 1970 (LEVEQUE, 1972). On soulignera en particulier, de 1967 à 1970, la diminution de la densité et de l'importance des petits Lamelli-branches (Byssanodonta et Corbicula) dans les stations 2 et 3, ainsi que la forte augmentation des Cleopatra sur les fonds d'argile granulaire et des Melania sur les fonds de vase.

2.2 Samia

Deux stations ont été prospectées durant un an dans cette localité.

- station 1 sur sable un peu vaseux (fig. 8)

La densité des Cleopatra ne varie pas beaucoup au cours de l'année et les jeunes individus de cette espèce (fig. 9) sont rares dans la population sauf en avril 1969. On observe par contre une brutale augmentation de la densité des Melania en août 1969 qui ne semble pas due à la reproduction, mais plutôt à une immigration massive à cette époque d'individus âgés comme on peut le voir en examinant la structure en taille de la population (fig.9). Cette immigration est probablement la conséquence de deux phénomènes concomitants, étiage du lac en juillet-août, et baisse générale du niveau du lac depuis 1965, qui ont entraîné l'exondation de régions voisines provoquant ainsi la fuite des mollusques vers des fonds plus hospitaliers. Par la suite, la densité des Melania décline légèrement pour remonter en avril 1970 avec l'apparition d'un grand nombre de jeunes individus.

Les Corbicula présentent des maximums de densité qui coïncident avec des périodes de forte reproduction (avril et août 1969, janvier 1970).

- station 2 sur fond sablo-vaseux (fig. 10)

Dans cette station, l'augmentation progressive de la densité des Cleopatra, serait plutôt la conséquence d'un phénomène d'immigration que de la natalité car le nombre de jeunes individus reste toujours très faible dans la population (fig. 11). Pour les Melania, on note la présence de stades jeunes durant presque toute l'année avec des maximums en juillet 1969 et mars

1970, qui correspondent à des augmentations de densité. Quant aux Bellamya, on assiste à l'installation d'une population dans la station puisque leur densité très faible en avril 1969, augmente très rapidement jusqu'en août puis se maintient à un niveau à peu près constant. Pour les Corbicula enfin, la densité diminue rapidement après la forte reproduction d'avril 1969 puis demeure assez constante jusqu'en janvier 1970 où elle augmente de nouveau du fait de la reproduction.

2.3. Baga Kawa

Trois stations ont fait l'"objet de prélèvements réguliers pendant un an.

-station 1 sur fond de sable (fig. 12 et 13)

Situé en eau peu profonde, le peuplement de cette station a subi l'influence des variations de niveau du lac. On observe de manière générale une diminution de la densité de toutes les espèces avec cependant des maximums au moment des périodes de forte reproduction. Il existe également un cycle saisonnier bien marqué pour les Corbicula (fig. 13), avec une reproduction maximale en mars-avril et un minimum de densité en saison chaude et au début de la saison fraîche.

- station 2 sur fond sablo-vaseux (fig. 14 et 15)

On constate une forte mortalité des Corbicula au début de la saison fraîche qui n'est pas compensée par la reprise de la reproduction en mars. Les Cleopatra ont deux maximums (en juillet 1969 et mars 1970) et il y a une forte mortalité des Melania en saison fraîche. La densité des Bellamya diminue en saison fraîche pour augmenter rapidement en mars-avril du fait de la reproduction.

- station 3 sur fond vaso-sableux (fig. 16 et 17)

Dans cette station comme dans les précédentes, la densité des

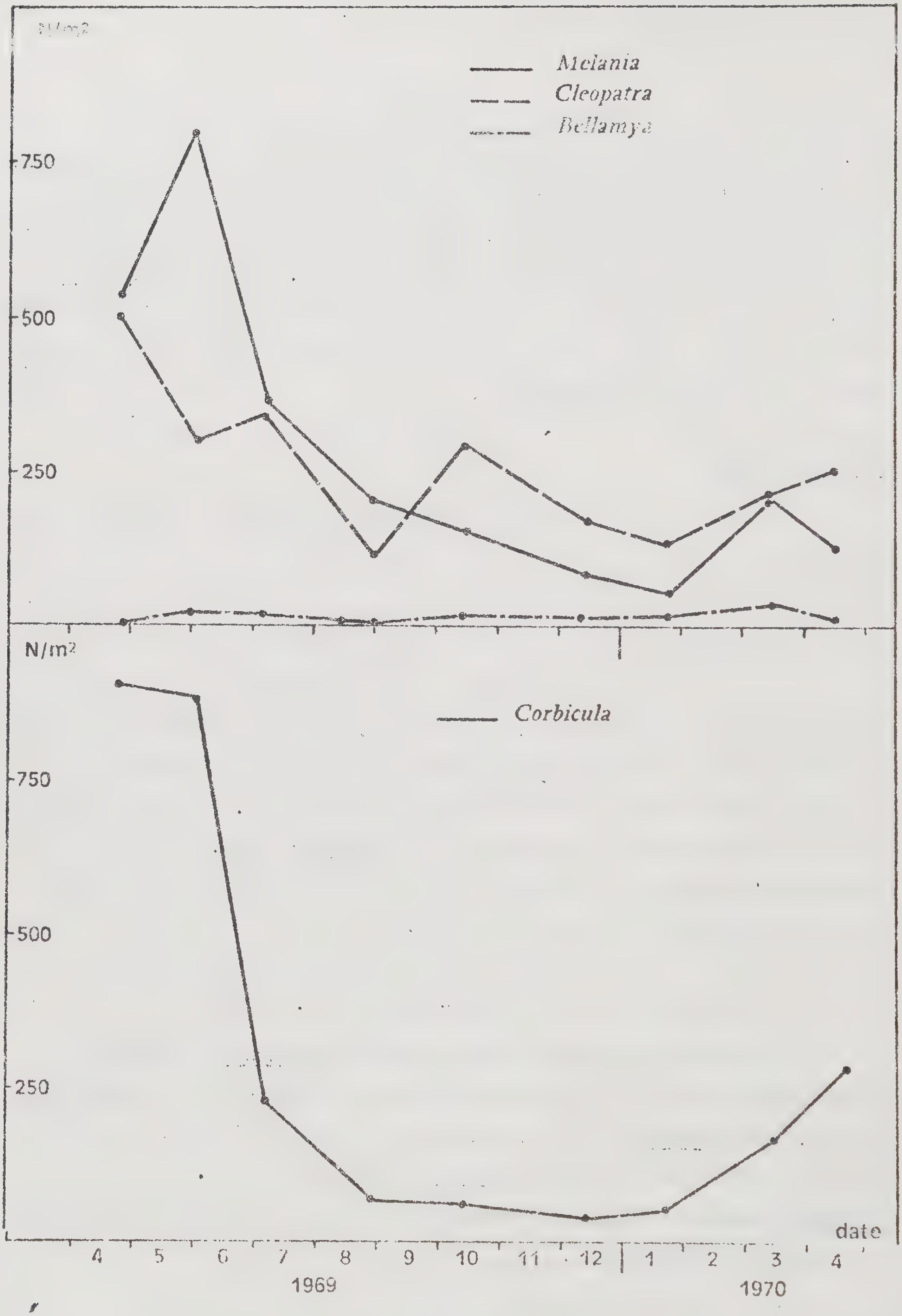


Fig. 12 - Baga Kawa, station 1 ; variations de la densité des principales espèces au cours de la période d'observation (avril 1969 à avril 1970).

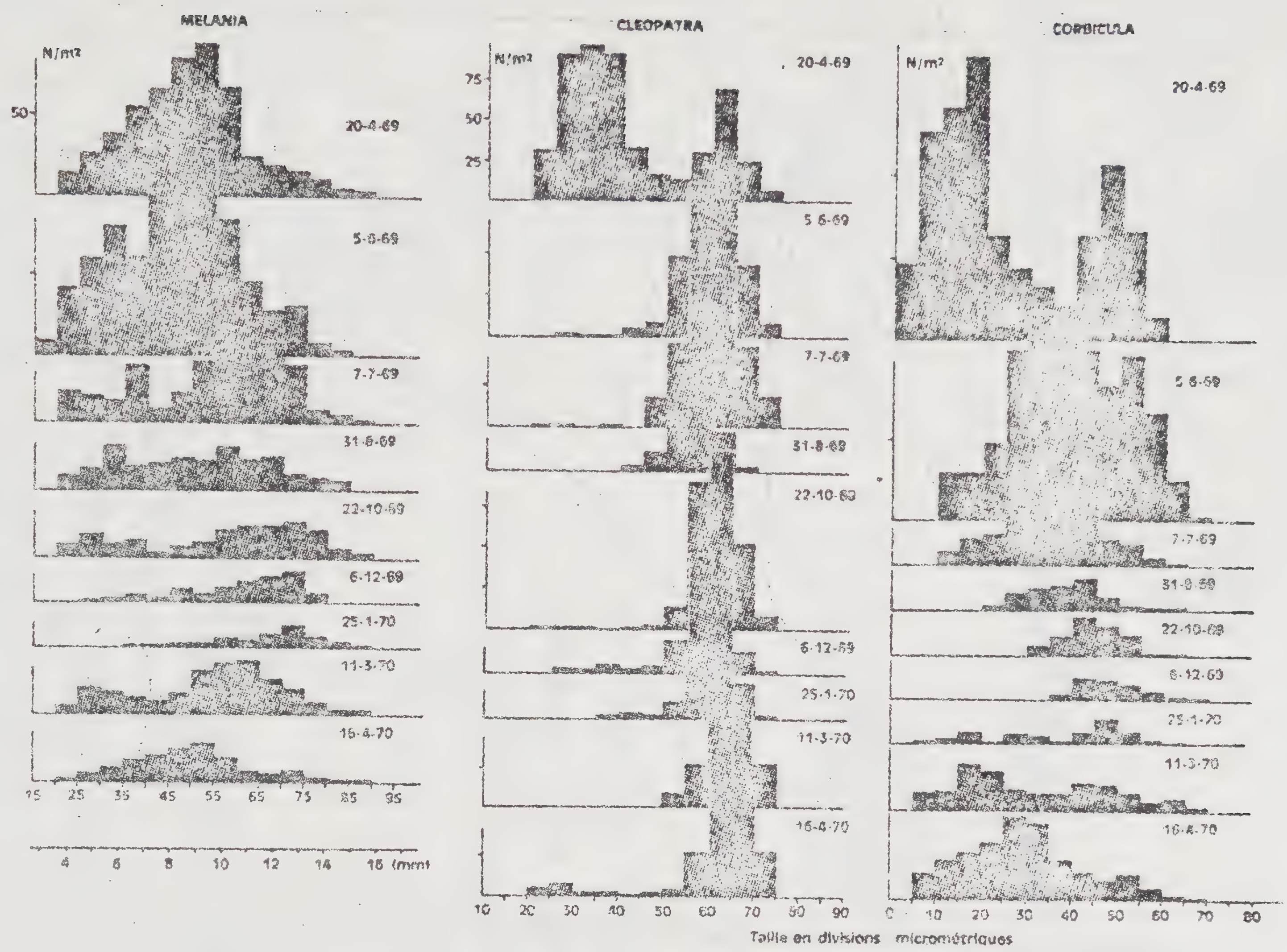


Fig. 13 - Baga Kawe, station 1 ; structure en taille des populations de <u>Melania</u>, <u>Cleopatra</u> et <u>Corbicula</u> au cours des prélèvements successifs.

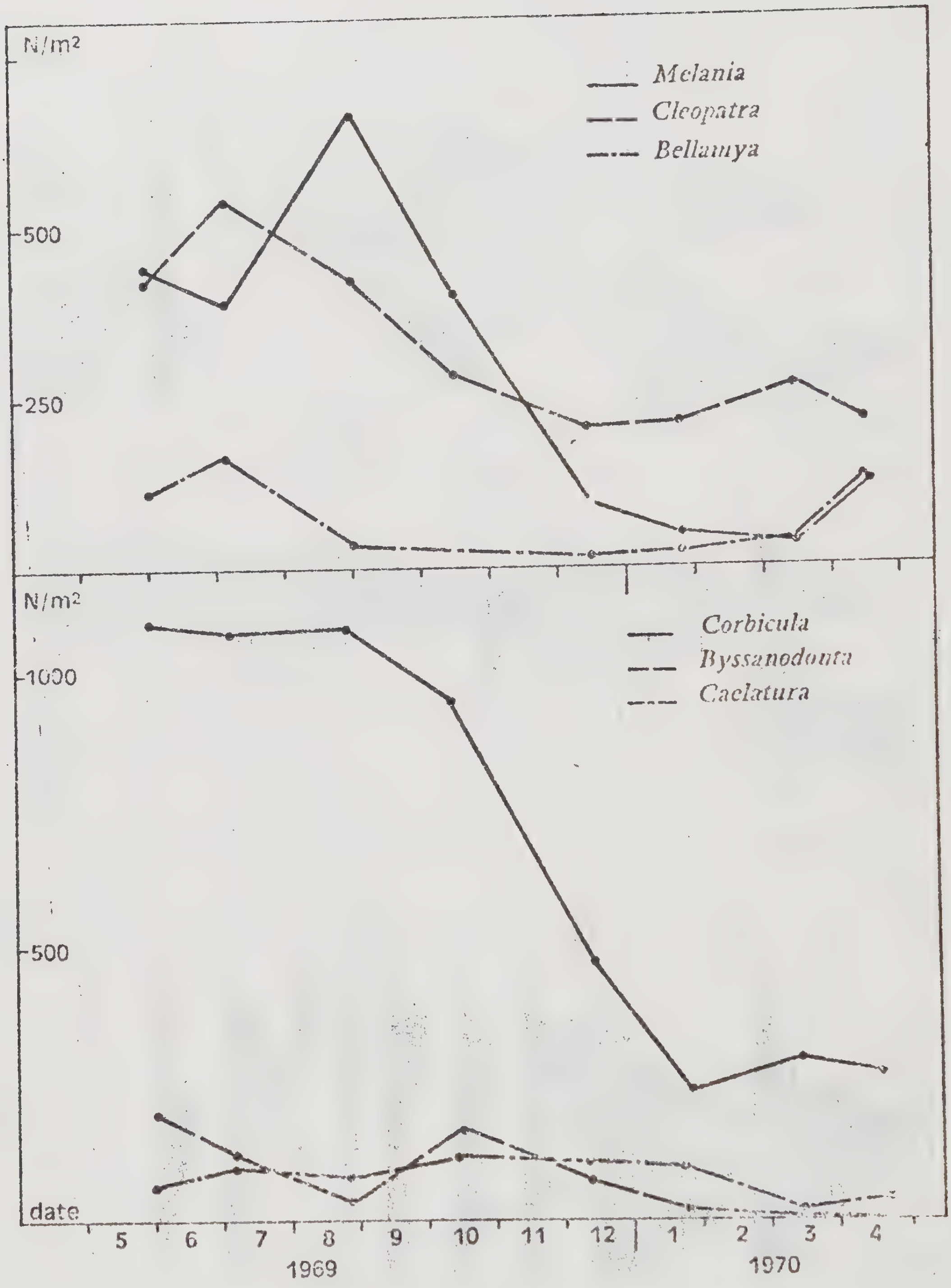


Fig. 14 – Baga Kawa, station 2 ; variations de la densité des principales espèces au cours de la période d'observation (mai 1969 à avril 1970).

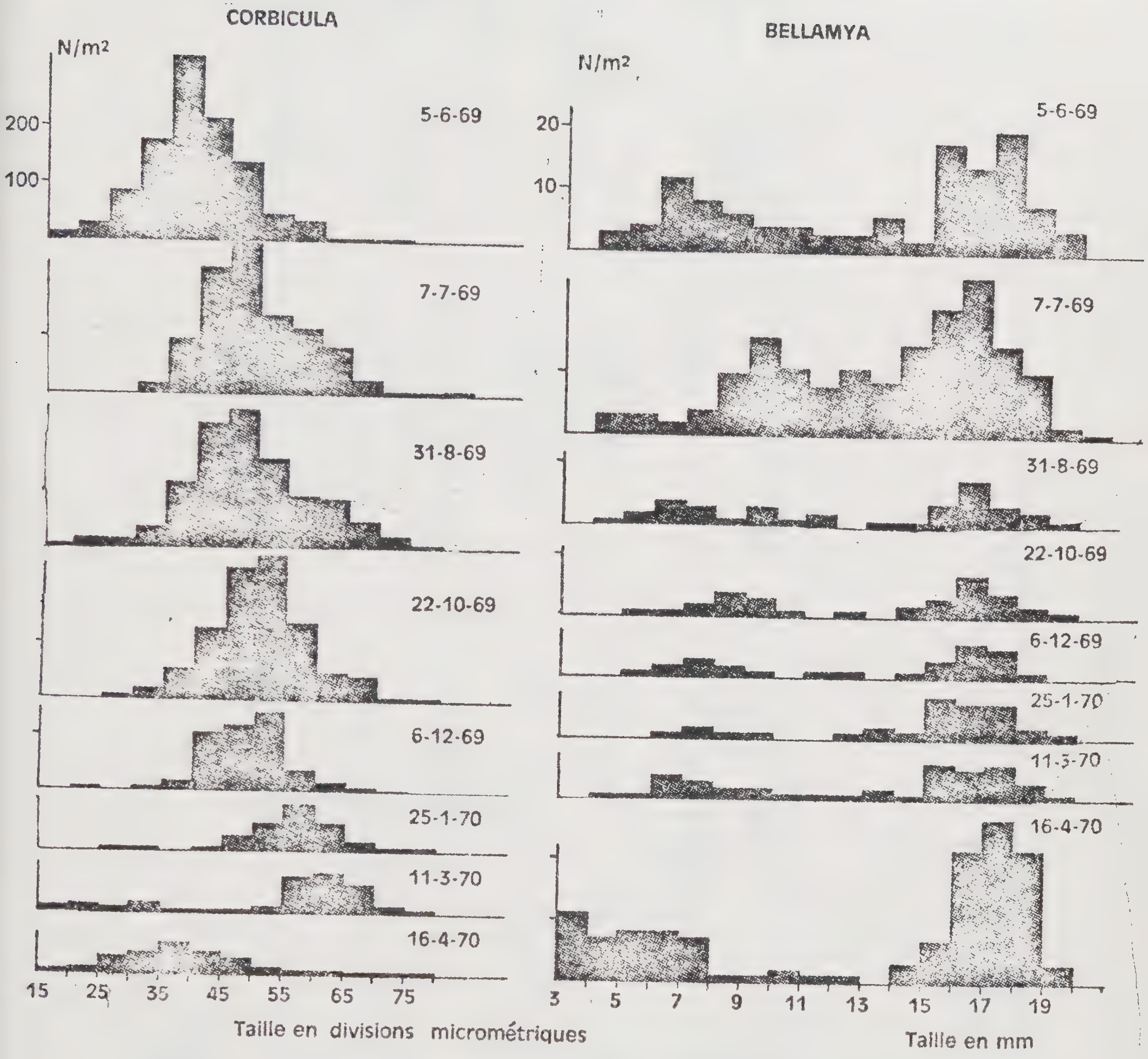


Fig. 15 – Baga Kawa, station 2 ; structure en taille des populations de <u>Corbicula</u> et de <u>Bellamya</u> au cours des prélèvements successifs.

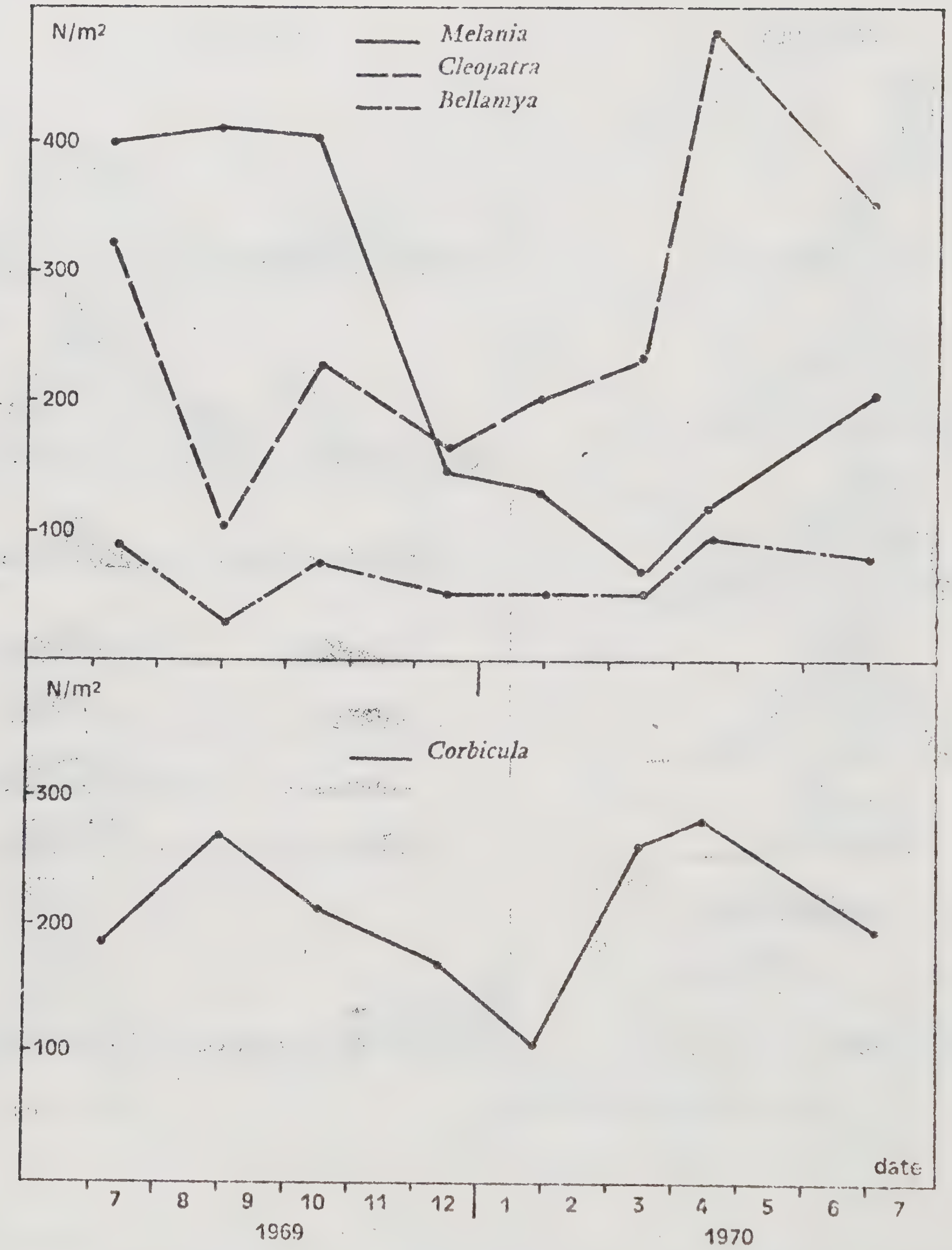


Fig. 16 – Baga Kawa, station 3 ; variations de la densité des principales espèces au cours de la période d'observation (juillet 1969 à juillet 1970).

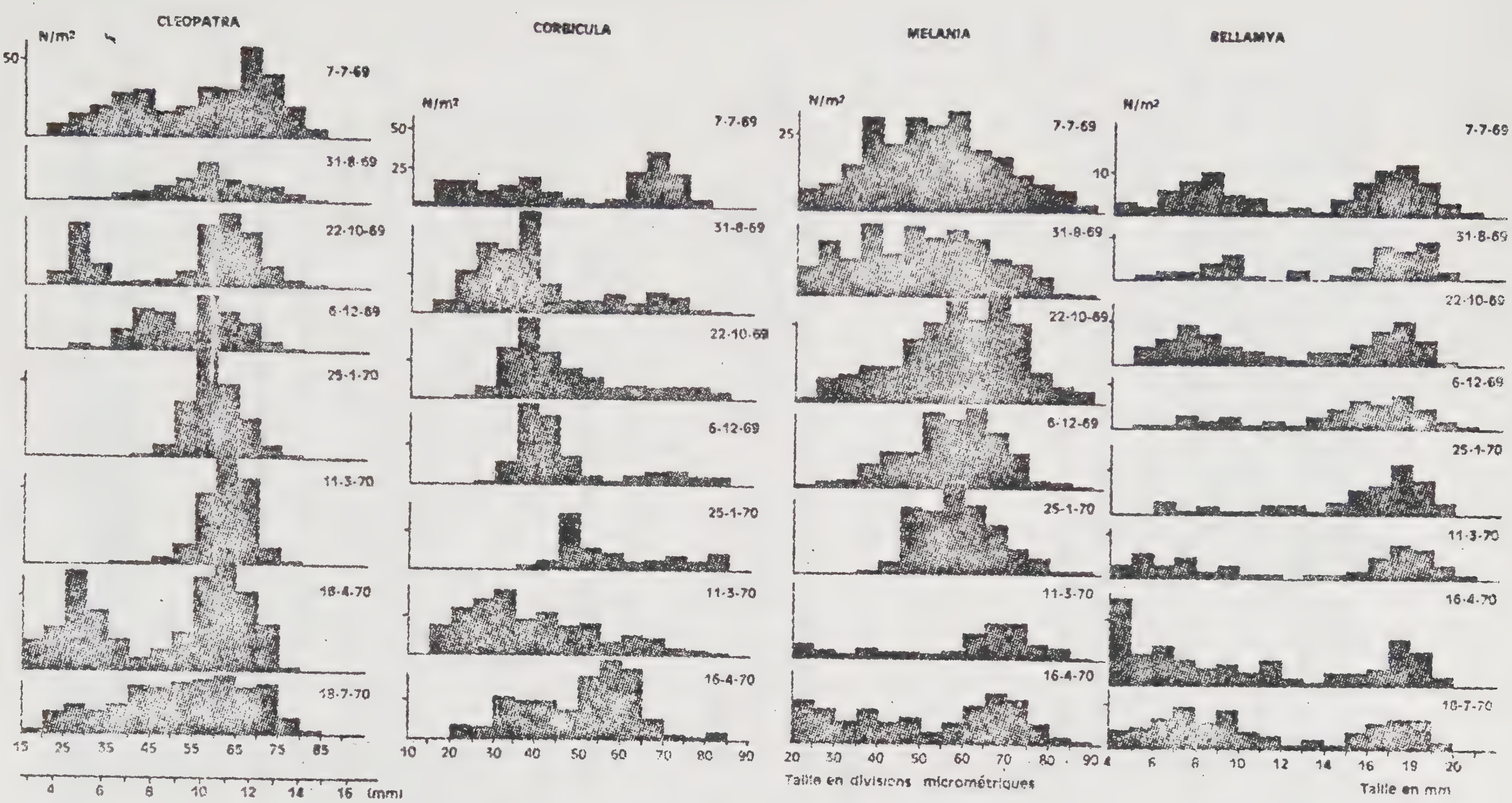


Fig. 17 – Baga Kawa, station 3 ; structure en taille des populations de Cleopatra, Corbicula, Melania et Bellamya au cours des prélèvements successifs.

Corbicula est maximale (août 1969, mars 1970) quand il y a apparition de nombreux jeunes individus dans la population, et elle atteint son minimum en saison fraîche. La diminution des Melania en décembre 1969 est le résultat d'une forte mortalité ou d'une émigration car les stades jeunes sont encore présents à cette époque. La densité des Cleopatra augmente dans cette station, à l'inverse des stations précédentes, en raison d'une forte natalité en octobre 1969 et mars 1970 en particulier. Enfin, la densité des Bellamya reste relativement stable tout au long de l'année, avec cependant un maximum en avril.

3 - COMMENTAIRES BIOLOGIQUES

3.1. Corbicula africana

L'étude des histogrammes de fréquence de taille dans les différentes stations met en évidence l'existence d'un cycle saisonnier de reproduction pour cette espèce. Les modalités diffèrent cependant selon les localités.

A Bol, et pour les deux stations étudiées, on observe une apparition massive de jeunes individus en début de saison fraîche. La reproduction peut se poursuivre encore durant quelques mois, mais le nombre de recrues est alors beaucoup plus faible. Ces observations corroborent les résultats préliminaires obtenus sur la biologie de cette espèce dans la zone est du lac Tchad et au delta du Chari (DEJOUX, LAUZANNE et LEVEQUE, 1969). A Samia et à Baga Kawa cependant, le cycle de reproduction diffère un peu du schéma précédent. En particulier, la période de reproduction massive, avec apparition de nombreux jeunes, se situe plutôt en fin de saison fraîche (février-mars) et il peut exister en cours d'année un recrutement non négligeable du fait de la reproduction avec cependant une interruption avant la saison fraîche.

Il apparaît donc que les Corbicula du lac Tchad ont une période de reproduction de quelques mois qui débute par une apparition massive de

jeunes individus dans la population. L'époque de la reproduction diffère selon les localités puisque les jeunes individus apparaissent soit en début soit en fin de saison fraîche.

Des observations ont été faites dans d'autres régions du lac pour essayer d'expliquer les raisons de ces différences dans le cycle de reproduction des <u>Corbicula</u>. C'est ainsi qu'au delta du Chari pour les années 1968 et 1969, on observe l'apparition d'une nouvelle génération en fin de saison fraîche (fig. 18) alors que dans une station voisine on avait observé en 1966 le début de la reproduction en début de saison fraîche. D'autre part, dans une station effectuée à Tarara, non loin du delta et dans une station effectuée dans les eaux libres de l'est à Tordiaria (fig. 19) la reproduction commence en début de saison fraîche.

La position géographique des stations ne paraît donc pas expliquer les différences dans l'époque de la reproduction puisque celle-ci peut varier entre deux stations voisines (delta par exemple). Mais l'époque de la reproduction paraît toujours être la même pour une station donnée. Les facteurs responsables de ce phénomène nous échappent encore actuellement.

L'utilisation conjointe de la courbe de croissance en taille (LEVEQUE, 1971) et des histogrammes de fréquence de taille, peut servir à apprécier la longévité des <u>Corbicula</u>. On sait en particulier qu'au delta et à Baga Kawa, la taille moyenne est d'environ 11 mm au bout d'un an et de 14 mm au bout de deux ans. Cette dernière taille n'est habituellement représentée que par une très faible proportion d'individus dans les populations naturelles et d'autre part les histogrammes de taille montrent que la mortalité est généralement forte après la reproduction. La longévité moyenne de l'espèce est donc de l'ordre d'un an dans les conditions naturelles du lac. Cependant, certaines observations effectuées au delta du Chari (fig.18) mettent en évidence l'existence de trois modes de taille distincts en avril 1969 qui correspondent chacun à une génération : génération A des individus nés au début de 1967, génération B des individus nés au début de 1968, génération C des individus nés en 1969. La génération A est donc âgée de plus

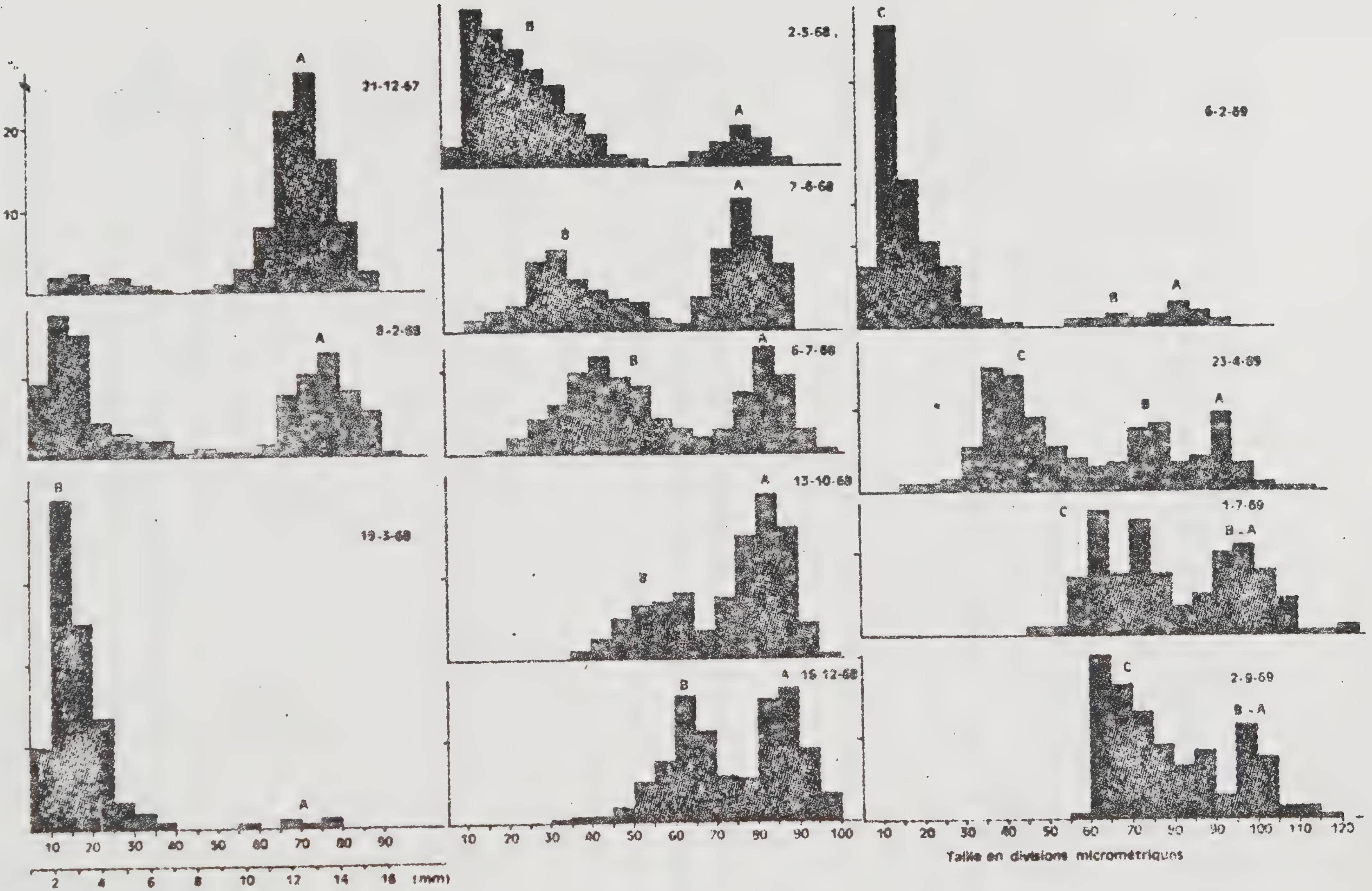


Fig. 18 - Delta du Chari ; structure en taille des populations de <u>Corbicula</u> au cours des prélèvements successifs.

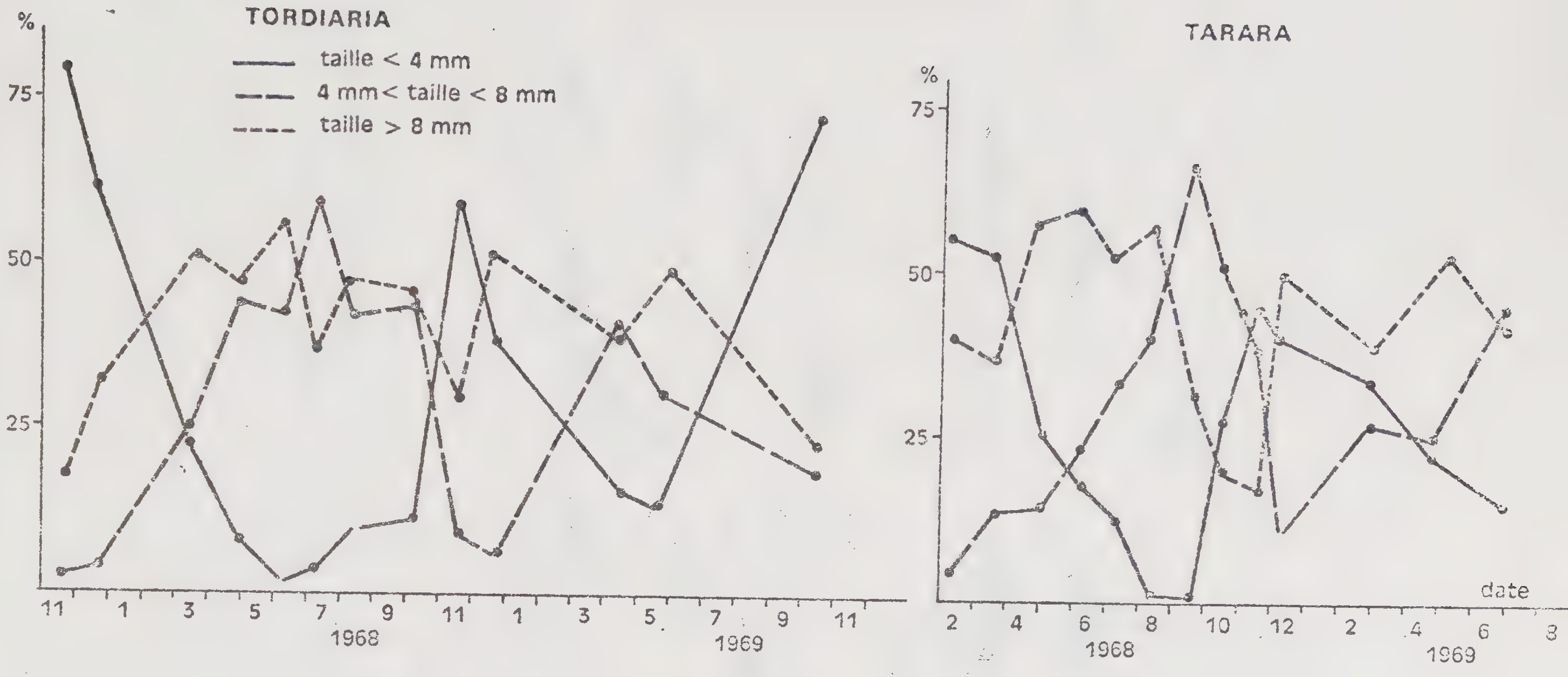


Fig. 19 – Corbicula africana : variations des effectifs de trois classes de taille (en % de l'effectif total) au cours de l'année dans deux stations des eaux libres de l'est.

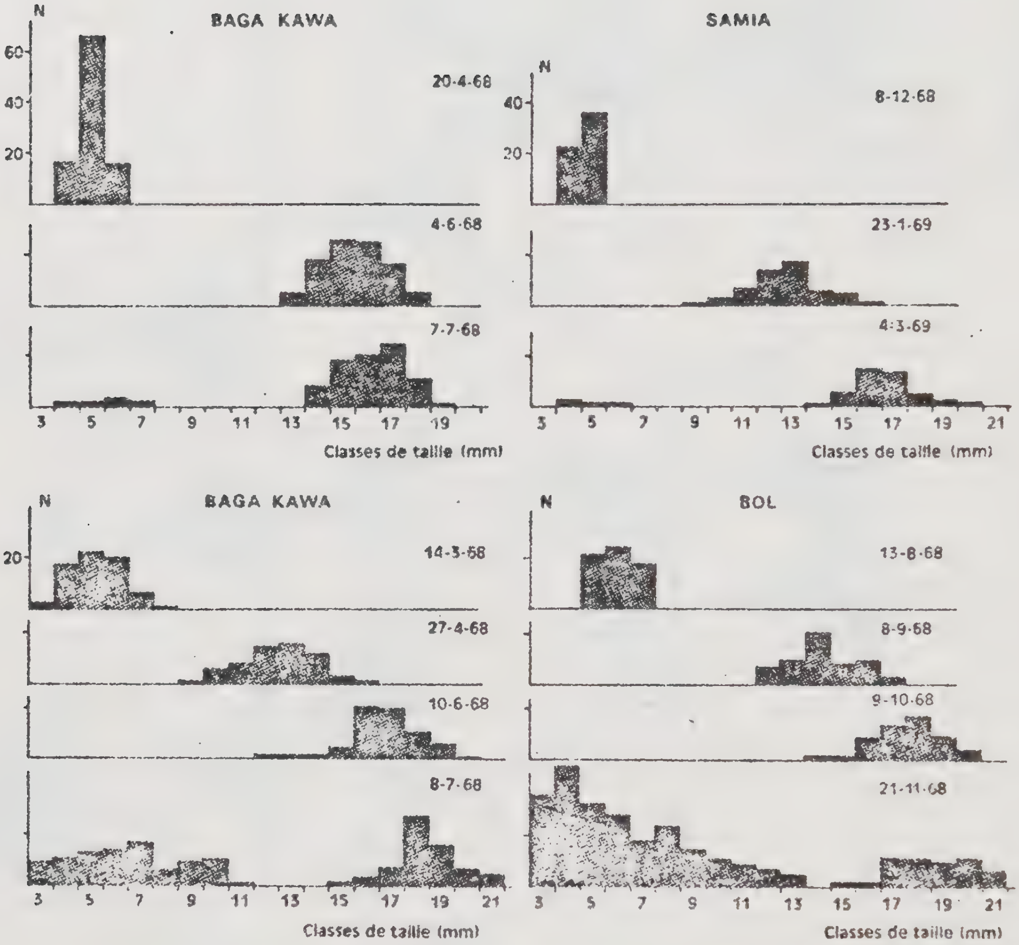


Fig. 20 - Bellamya unicolor - Résultats d'élevages dans trois stations du lac montrant la vitesse de croissance et l'âge à la première reproduction.

de deux ans et apparaît bien représentée dans cette station. Les modes de taille sont moins distincts par la suite, mais la génération A est encore représentée en septembre. Dans ces conditions la longévité des Corbicula peut atteindre au moins trois ans. Il n'existait cependant qu'un seul mode en décembre 1967 et les grandes tailles n'étaient pas représentées à cette époque. Il faut donc admettre qu'un phénomène particulier s'est produit dans la station qui a permis un accroissement de la longévité des individus. Ce phénomène peut être en liaison plus ou moins directe avec la baisse du niveau du lac qui a isolé en partie le point de prélèvement et amené le niveau des eaux à quelques dizaines de cm seulement au-dessus des fonds. Il faut signaler dans cet ordre d'idée que des Corbicula de grande taille avaient été récoltés dans un marigot en voie d'assèchement non loin du delta du Chari.

Les Corbicula peuvent donc vivre plusieurs années dans certaines conditions de milieu bien que leur longévité moyenne doit d'environ un an dans le lac.

3.2 Bellamya unicolor

Chez cet animal vivipare, les jeunes éclosent et séjournent dans la partie distale élargie de l'utérus avant la naissance. Leur taille est alors de 3 mm environ. La reproduction étant plus ou moins continue dans le milieu naturel, il a fallu avoir recours à des élevages in situ (LEVEQUE, 1971) pour préciser certains aspects de la biologie de l'espèce. En mettant en élevage de cette manière des cohortes de jeunes individus (3 à 6 mm) on a pu montrer (fig. 20) que l'âge à la première reproduction était d'environ deux mois et demi en saison chaude et de trois mois en saison fraîche. Il n'existe pas de différences sensibles entre des élevages réalisés en différents points du lac. Ces élevages, dont certains ont été poursuivis durant plusieurs mois, ont montré d'autre part que la reproduction avait lieu durant toute la vie de l'animal.

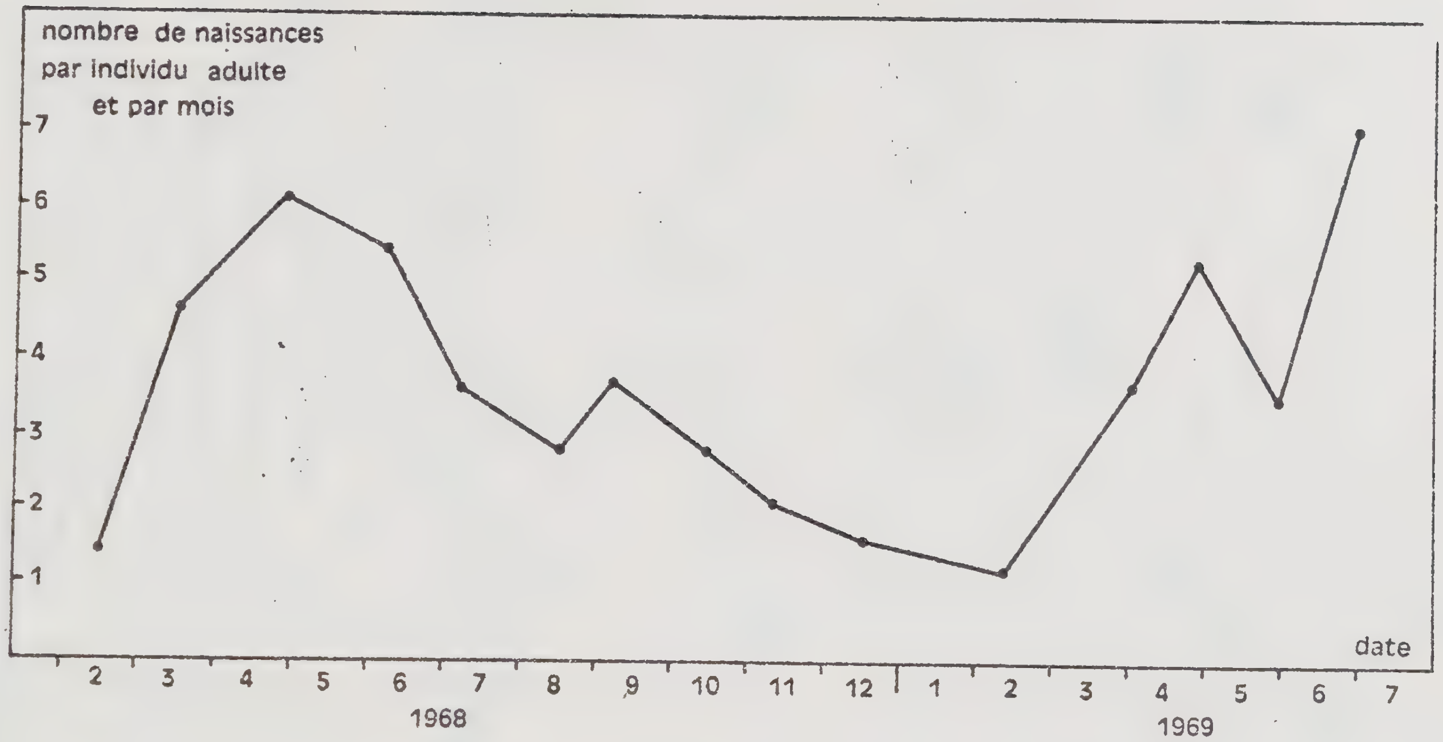


Fig. 21 – Bellamya unicolor en élevages in situ à Bol : nombre de naissances par individu et par mois au cours de l'année.

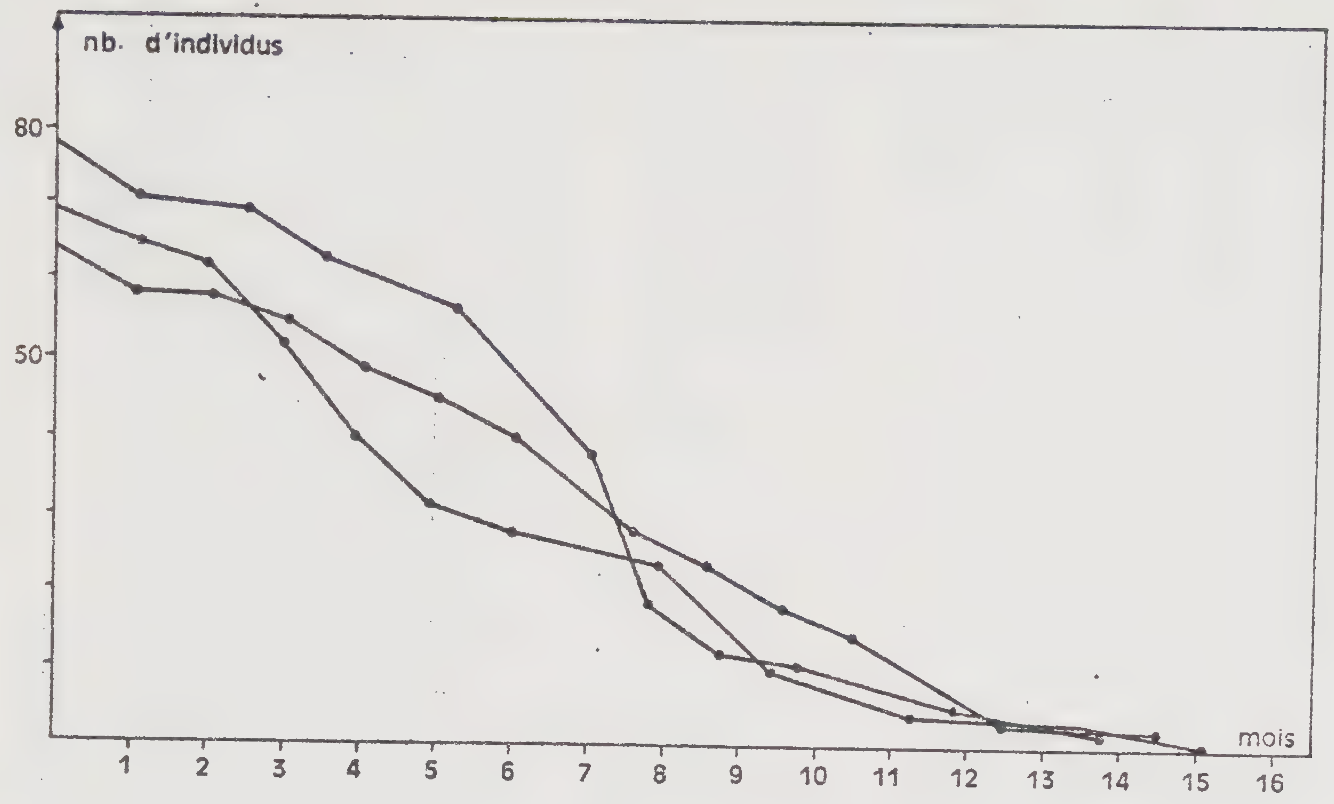


Fig. 22 - Bellamya unicolor : courbes de survie de trois cohortes dans des élevages in situ à Bol.

Afin de vérifier si la saison fraîche avait une influence sur la fécondité des Bellamya, quatre caisses d'élevage contenant chacune une vingtaine d'individus récoltés au hasard dans la nature ont été suivies durant plus d'un an à Bol. Lors de chaque observation, on recensait le nombre de jeunes, vivants ou morts, nés depuis la précédente observation et les reproducteurs étaient renouvelés. Pour obtenir des données comparables, les résultats ont été exprimés en nombre de naissances par adulte et par mois (fig. 21). Il apparaît que la reproduction a lieu toute l'année, mais que la fécondité est ralentie durant la saison fraîche et augmente très rapidement au début de la saison chaude. Il existe donc un cycle saisonnier dans la reproduction, mais ce dernier ne porte que sur le taux de natalité.

La longévité des Bellamya a pu être étudiée également par le biais d'élevages. Les courbes de survie obtenues pour trois cohortes mises en élevage à Bol (taille initiale de 5 à 6 mm) montrent que la durée moyenne de vie de l'espèce est inférieure à un an dans les conditions d'élevage et en dehors de toute prédation (fig. 22).

L'ensemble des observations concernant la biologie de Bellamya unicolor est à rapprocher des résultats obtenus par Annandale et Sewel (1921) sur une espèce voisine : Vivipara bengalensis. Celle-ci vit en Inde à une latitude assez proche de celle du lac Tchad et les auteurs ont également constaté la présence de jeunes dans l'utérus durant toute l'année, avec un maximum de reproduction d'avril à juillet. La longévité maximale est de deux ans mais la grande majorité des individus meurt au bout d'un an. Enfin la taille à la naissance est de 3 mm et elle atteint 15 mm au bout de trois mois. La croissance est un peu moins rapide que chez Bellamya unicolor dans le lac Tchad, bien que la taille puisse atteindre 35 mm, contre seulement 23 mm chez Bellamya unicolor.

3.3. Cleopatra bulimoïdes

On possède peu d'informations sur la biologie de cette espèce car les élevages réalisés n'ont pu être menés à bien. L'étude des histogrammes de fréquence de taille montre cependant qu'il n'existe pas de cycle sai-

sonnier marqué et que la reproduction peut avoir lieu toute l'année, avec des maximums à des époques variables selon les localités et les stations. D'après les courbes de croissance (LEVEQUE, 1971), chez les Cleopatra comme chez les Bellamya, la taille adulte est atteinte de trois à quatre mois après la naissance. On peut donc supposer que l'âge à la première reproduction est du même ordre de grandeur que chez les Bellamya, soit environ trois mois après la naissance. Certaines observations éparses tendent à confirmer cette hypothèse. La longévité doit cependant être supérieure à un an, car à la station 1 de Samia par exemple, la densité des Cleopatra ne varie pas beaucoup durant un an malgré un taux de natalité très faible.

3.4. Melania tuberculata

Cette espèce est ovovivipare et parthénogénétique (MORRISSON, 1954). D'après les histogrammes de fréquence de taille, la reproduction a lieu toute l'année, avec cependant un fort ralentissement en saison fraîche. La taille à la première reproduction est d'environ 9 à 10 mm en élevage, ce qui correspond à un âge d'environ deux mois et demi. La reproduction intervient donc avant que les Melania aient atteint leur taille maximale qui est de 17 à 18 mm dans les c nditions les plus générales du lac Tchad. Néanmoins, et comme pour les Corbicula, la croissance des Melania peut se poursuivre au-delà de cette taille dans certaines conditions. C'est ainsi que des individus de grande taille (20 à 30 mm) ont été récoltés dans quelques endroits du lac situés en eau peu profonde. Les Melania se reproduisent donc et meurent avant d'avoir atteint leur taille potentielle maximale contrairement à ce qui se passe chez les autres Prosobranches Bellamya et Cleopatra.

4 - CONCLUSIONS

L'ensemble des observations concernant les variations saisonnières des effectifs et la biologie des espèces, met en évidence deux types de facteurs susceptibles d'intervenir sur la dynamique des peuplements.

- facteurs généraux

Ils sont généralement liés aux variations saisonnières de température qui interviennent plus ou moins directement sur les cycles de reproduction. C'est ainsi qu'on observe une diminution dela densité des Prosobranches dans presque toutes les stations au cours de la saison fraîche. Cette diminution de la densité est la conséquence d'un arrêt ou tout au moins d'un ralentissement de la reproduction (voir les histogrammes de taille). Inversement, la reproduction des Corbicula débute en saison fraîche et à des époques déterminées selon les stations. Parmi les facteurs généraux, les variations du niveau du lac ont un rôle difficile à préciser mais certainement déterminant à long terme sur la dynamique de la plupart des peuplements.

- facteurs locaux

On constate que les populations d'une même espèce n'évoluent pas toujours de la même manière non seulement selon les localités mais également selon les stations d'une même localité. L'exemple de Bol est particulièrement démonstratif : les Cleopatra disparaissent des fonds de vase (st. 1) alors que leur densité augmente de façon spectaculaire sur les fonds d'argile granulaire (st. 3) et reste du même ordre de grandeur sur les fonds d'argile molle (st. 2). D'autre part, la reproduction n'a pas toujours lieu à la même époque dans les stations 2 et 3 (fig. 4 et 6). Il en est de même pour les stations de Baga Kawa où la densité des Cleopatra augmente dans la station 3 (jeunes individus abondants durant la majeure partie de l'année) et régresse dans les stations 1 et 2 (jeunes individus rares au cours de l'année).

L'influence des facteurs locaux sur la dynamique des peuplements n'est cependant pas l'effet du hasard. C'est ainsi qu'à Bol on a pu montrer que les peuplements avaient évolué de la même manière dans toutes les stations effectuées sur un même type de fond (LEVEQUE, 1972). En réalité dans cette région, l'évolution est probablement la conséquence des varia-

tions du niveau du lac. Il reste néanmoins que selon le type de substrat, les peuplements ont évolué différemment. Les raisons en échappent encore actuellement.

Sur le plan pratique on doit donc constater que la production d'une espèce ne peut s'étudier dans une seule station, mais qu'il est nécessaire de comparer les résultats obtenus dans diverses stations pour aboutir à une estimation plus réaliste de la production moyenne.

B - CROISSANCE

1 - CROISSANCE EN TAILLE

ÉQUATION DE VON BERTALANFFY ET CROISSANCE DES MOLLUSQUES BENTHIQUES DU LAC TCHAD

par Ch. LÉVÊQUE*

RÉSUMÉ

La croissance des mollusques benthiques du lac Tchad a été étudiée par des élevages in situ, et la méthode des accroissements instantanés appliquée aux résultats obtenus, a permis de calculer les courbes de croissance théorique des différentes espèces. Il a été mis en évidence l'influence assez marquée de la saison sur le taux de croissance, et pour plusieurs espèces on a été amené à distinguer la croissance en saison fraîche de la croissance en saison chaude. De même on a pu constater que les conditions écologiques ambiantes qui varient selon les stations étudiées, jouaient également un rôle important dans la vitesse de croissance et les tailles maximums atteintes par les organismes.

Les courbes théoriques obtenues sont extrapolables aux populations naturelles. On a pu le vérifier en comparant la croissance des Cleopatra *vivant dans le milieu naturel à la croissance des* Cleopatra *isolés dans les caisses d'élevage. Le type de caisse utilisé n'influe pas significativement sur l'allure des courbes de croissance.*

ABSTRACT

Growth of benthic molluscs from lake Chad has been studied by in situ *rearings. The curves of theoritical growth were calculated for each species by applying the instantaneous growth rate method to the results obtained. Influence of season upon growth rate was shown to be rather important and, for some species, it was necessary to distinguish between growth during cold season and growth during warm season. Likewise, growth rate and maximum size of the organisms depend upon the ambiant ecological conditions which varies from a place to another.*

By comparing the growth of Cleopatra *reared experimentally to the growth of* Cleopatra *living in their natural medium, it was verified that the growth remains substancially unchanged whatever way of rearing is used. Theoritical curves obtained can therefore be extrapolated to natural populations. The type of box used for rearing has no influence on the shape of growth curves.*

Les recherches poursuivies actuellement sur le lac Tchad ont pour objectif l'étude de la productivité de ce lac dans lequel les mollusques constituent un élément important de la faune benthique (DEJOUX, LAUZANNE et LÉVÊQUE, 1970). Or dans toute étude de production, il est

* Centre O.R.S.T.O.M., B. P. 65, Fort-Lamy (Tchad).

généralement nécessaire de connaître la vitesse de croissance des organismes considérés. C'est dans ce but que l'étude expérimentale de la croissance des mollusques benthiques du lac Tchad a été réalisée.

1. *MÉTHODES EMPLOYÉES*

Tous les résultats concernant la croissance des mollusques du lac Tchad ont été obtenus à l'aide d'élevages *in situ*, ce qui a permis de conserver des conditions aussi proches que possible des conditions naturelles. Dans les rares cas où la comparaison a été possible, on a d'ailleurs pu constater que cette méthode donnait des résultats très proches, sinon identiques, à ceux obtenus sur des animaux vivant en liberté.

La croissance absolue a été exprimée en fonction d'une des dimensions de la coquille : largeur pour les Lamellibranches, hauteur pour les Prosobranches.

1.1. Obtention des données.

Lorsqu'on étudie la croissance des mollusques, l'une des méthodes les plus simples et les plus rationnelles, consiste à suivre une cohorte (1) et à mesurer les individus à intervalles plus ou moins régulier. Cette technique a pu être utilisée dans les élevages, pour les mollusques ayant une croissance rapide. Elle présente cependant quelques inconvénients lorsque la durée de vie des animaux est assez longue et que la période d'étude est limitée dans le temps. Étant donné que la méthode d'analyse des données est basée sur l'étude des accroissements instantanés, on a alors eu recours à une autre technique qui permettait de déterminer rapidement le taux de croissance pour différentes tailles. Pour cela, les mollusques ont été groupés par lots (2) en fonction de leur taille et mis en élevage durant quelques mois. Étant entendu que chaque lot était composé d'individus de même taille ou de taille très proche, on s'est alors efforcé de mettre en élevage des lots dont les tailles moyennes s'échelonnaient depuis les tailles les plus petites jusqu'aux tailles les plus grandes, dans la mesure où l'on pouvait les récolter dans le milieu naturel à l'époque des observations.

1.2. Technique d'élevage.

Les élevages ont été effectués dans des caisses métalliques (dimensions : $75 \times 50 \times 30$ et $50 \times 50 \times 30$ cm) immergées sur le fond du lac et à moitié remplies de sédiment préalablement tamisé et débarrassé de sa faune.

Trois types de caisses ont été utilisées :

1 — Caisses sans couvercle.

2 — Caisses avec couvercle en gros grillage (maille 4 cm).

3 — Caisses avec couvercle en grillage moustiquaire.

Les types 1 et 2 étaient destinés aux Lamellibranches alors que le type 3 a surtout servi à l'élevage des Prosobranches vagiles.

---

(1) On entend par cohorte, un groupe d'individus qui sont tous nés au même moment (ou dans un laps de temps très court) et qui vivent ensemble dans les mêmes conditions.

(2) On entend par lot, des groupes d'individus de même taille ou de taille très voisine au moment de leur mise en élevage. Ces lots sont assimilables à des cohortes pour les stades jeunes. Ce n'est plus le cas pour les individus plus âgés, pour lesquels une taille identique n'implique pas obligatoirement le même âge.

Lors de chaque examen, le contenu de chaque caisse était entièrement tamisé. Les mollusques étaient alors mesurés au pied à coulisse, ou à la loupe binoculaire avec oculaire micrométrique pour les espèces de petite taille et les jeunes des autres espèces. Les lots d'individus ont été marqués à l'aide d'encres indélébiles de différentes couleurs. L'expérience a montré que ces marques pouvaient subsister plusieurs mois sur la coquille. Cependant les marques étaient refaites lors de chaque passage par mesure de sécurité. Les caisses d'élevage étaient placées à une profondeur de 1 m à 1,5 m et de préférence à l'endroit où les mollusques avaient été récoltés.

Les élevages ont été réalisés en quatre endroits du lac : Baga Kawa, Samia, Bol, delta du Chari, ce qui a permis, dans certains cas, de comparer la croissance d'une espèce dans des conditions écologiques différentes.

Des détériorations survenues dans les élevages, soit du fait des éléments, soit du fait des pêcheurs locaux expliquent souvent l'interruption des observations ou le peu de résultats concernant certaines espèces.

1.3. Traitement des données.

Lorsqu'on peut suivre une cohorte suffisamment longtemps à partir des stades jeunes, il est possible de tracer graphiquement la courbe de croissance à l'aide des mensurations successives. De même, lorsqu'on connaît la croissance de différents lots d'une même espèce, on peut essayer de regrouper les divers fragments de courbe afin d'obtenir une estimation de la courbe de croissance de cette espèce.

Cependant, dans l'un et l'autre cas, il a semblé préférable de rechercher une représentation mathématique simple de la croissance, qui s'adapte aux résultats obtenus. Comme l'indique GULLAND (1969), « une formule de croissance doit être facile à ajuster aux données observées, comporter peu de constantes, et ne pas donner de résultats illogiques en dehors des limites des données utilisées ». L'équation de Von Bertalanffy (1938) répond généralement à ces critères. Elle est couramment utilisée par les ichtyologues, mais ne semble pas, jusqu'ici, avoir soulevé beaucoup d'intérêt pour les invertébrés. HUGHES (1970) a cependant utilisé avec succès la méthode de FORD WALFORD qui dérive de celle de Von Bertalanffy, pour étudier la croissance de *Scrobicularia plana*.

Rappelons que l'équation de Von Bertalanffy s'exprime par la relation :

$$Lt = L\infty \left(1 - e^{-K\,(t - to)}\right)$$

où Lt = taille de l'animal au temps t.

$L\infty$ = valeur de Lt quand le taux d'accroissement est nul.

K = constante caractéristique de la croissance, elle indique la vitesse à laquelle la taille se rapproche de $L\infty$.

t = âge (exprimé en jours, mois, années, etc.).

to = temps hypothétique auquel l'animal aurait eu la taille 0.

En dérivant les deux membres de l'équation de Von BERTALANFFY par rapport à t, on obtient la relation $\frac{dL}{dt} = K\,(L\infty - L)$. Donc il existe une relation linéaire entre le taux de croissance $\frac{dL}{dt}$ et la taille L.

$L\infty$ qui est déterminé par l'intersection de la droite d'ajustement avec l'axe des L, correspond à un taux d'accroissement nul. Cette valeur de $L\infty$ n'a aucune signification biologique. C'est une simple estimation de la taille théorique maximale moyenne à partir des données d'observation (KNIGHT, 1968).

Dans la pratique, et à partir des mensurations successives effectuées sur les lots de mollusques, une bonne estimation de $\frac{dL}{dt}$ est donnée par $\frac{\Delta L}{\Delta t} = \frac{L_2 - L_1}{t_2 - t_1}$ où L_2 et L_1 représentent respectivement les tailles aux temps t_2 et t_1. Ce taux de croissance est ensuite rapporté à la longueur moyenne $\frac{L_1 + L_2}{2}$.

Toutes les observations portant sur des lots d'individus dont on connaît la taille et non pas l'âge, on a donc affaire à des séries atéliques. Il en résulte que la détermination du to qui permet d'ajuster la courbe de Bertalanffy aux données observées dans le cas de séries téliques, ne se justifie pas ici. On peut alors tracer la courbe théorique en fonction du temps T (= t — to).

En toute rigueur, on peut dire que le temps Tn correspondant à la taille à la naissance (lorsqu'on la connaît) est en fait la date de naissance.

2. *FACTEURS POUVANT INFLUER SUR LA CROISSANCE DES MOLLUSQUES*

Un des facteurs les plus importants pouvant influer sur la vitesse de croissance des organismes, est certainement la température. Dans le lac Tchad, cette dernière suit un cycle saisonnier (fig. 1) avec un minimum en janvier. On appellera « saison fraîche », la période correspondant grossièrement aux mois de décembre, janvier et février, et durant laquelle la température de l'eau descend en dessous de 20 °C. Le reste de l'année sera appelé globalement « saison chaude » pour simplifier l'exposé. Les vitesses de croissance observées de certaines espèces, présentant un ralentissement assez marqué en saison fraîche, il a donc été nécessaire de distinguer chez ces espèces, la croissance en saison fraîche de la croissance en saison chaude, tout au moins lorsque le nombre d'observations était suffisant pour permettre cette distinction.

On peut dès à présent et en anticipant sur les résultats ultérieurs, discuter de l'influence de la saison sur la croissance des espèces en rappelant que parmi ces dernières, certaines ont une

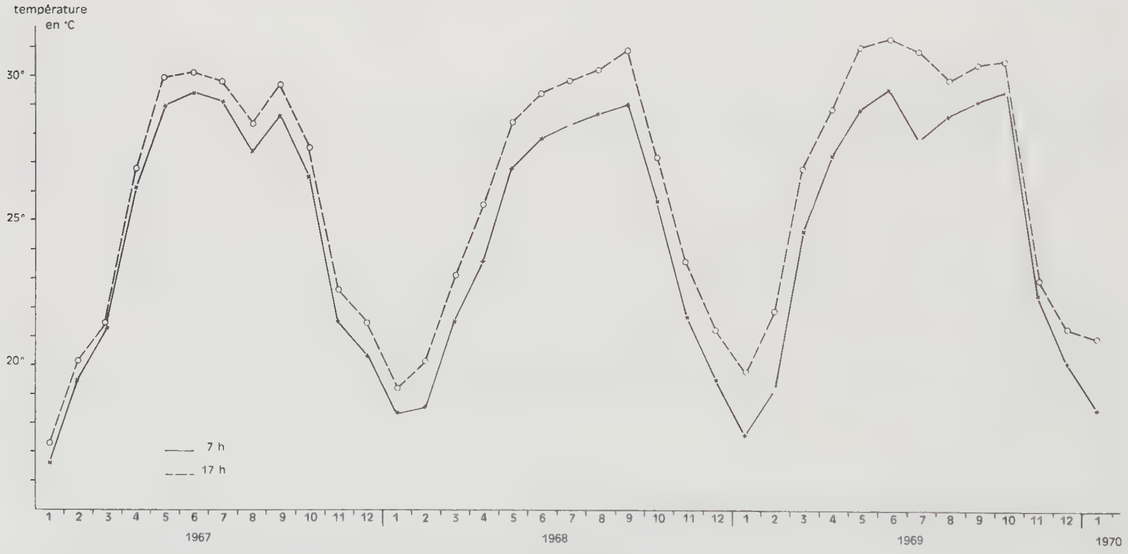


Fig. 1. — Variations de la température de surface à Bol, durant trois années consécutives. Données communiquées par la section d'Hydrologie de l'O.R.S.T.O.M. à Fort-Lamy.

reproduction continue, et d'autres une période de reproduction étalée sur plusieurs mois. Si l'on se fixe donc deux courbes théoriques de croissance correspondant respectivement aux saisons fraîche et chaude (fig. 2A) l'allure des courbes de croissance réelles, suivant l'époque de la naissance, correspondra schématiquement aux courbes de la fig. 2B.

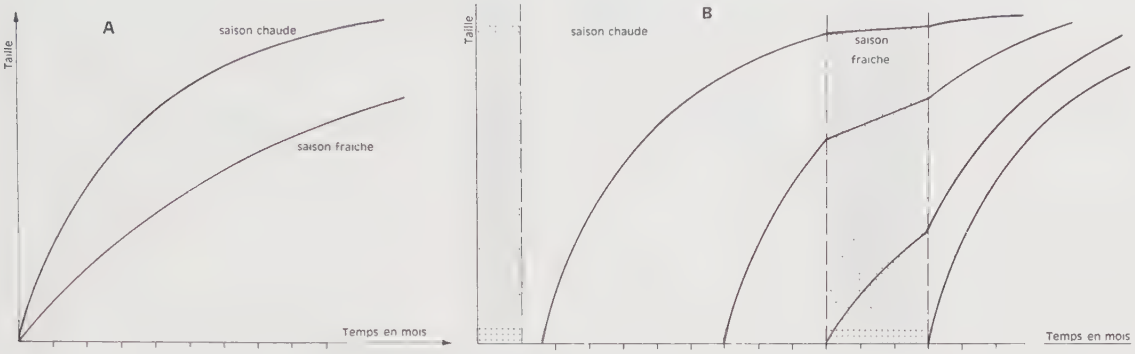


Fig. 2. — Influence de la saison sur la croissance.
A — Courbes théoriques de croissance d'une espèce selon la saison.
B — Croissance réelle d'une espèce au cours de l'année en fonction de la date de naissance par rapport à la saison fraiche.

En fait, si l'influence de la saison fraîche est réelle sur la croissance des mollusques, elle est cependant limitée par deux facteurs. Le premier est la durée relativement courte de la saison fraîche par rapport à la saison chaude. Le second est la diminution du taux de croissance avec l'augmentation de taille de l'animal. Très élevé pour les stades jeunes, le taux de croissance est au contraire assez faible pour les individus âgés et l'influence de la saison fraîche sera d'autant plus sensible que l'animal sera jeune. A la limite, cette influence n'est plus décelable, compte tenu de la précision des mesures, pour les stades âgés.

Il en résulte que la courbe théorique de croissance en saison fraîche s'éloigne assez fortement de la courbe de croissance réelle de l'espèce étudiée, et ne présente pas d'intérêt pratique. Inversement, la courbe de croissance en saison chaude pourra être considérée très souvent comme une bonne approximation de la croissance réelle.

L'influence du type de caisse utilisée pour les élevages, sur la croissance de certains Lamellibranches, a également été étudiée. En particulier, certaines espèces ont été élevées simultanément dans des caisses du type 2 et dans des caisses du type 3 afin de vérifier si les couvercles en grillage moustiquaire n'apportaient pas de perturbation notable dans la croissance.

3. *ÉTUDE DE LA CROISSANCE*

3.1. Lamellibranches.

3.1.1. *Corbicula africana.*

C'est la plus commune des espèces de Lamellibranches du lac Tchad et elle était assez bien représentée dans les stations étudiées. Sa croissance a été suivie dans trois localités :

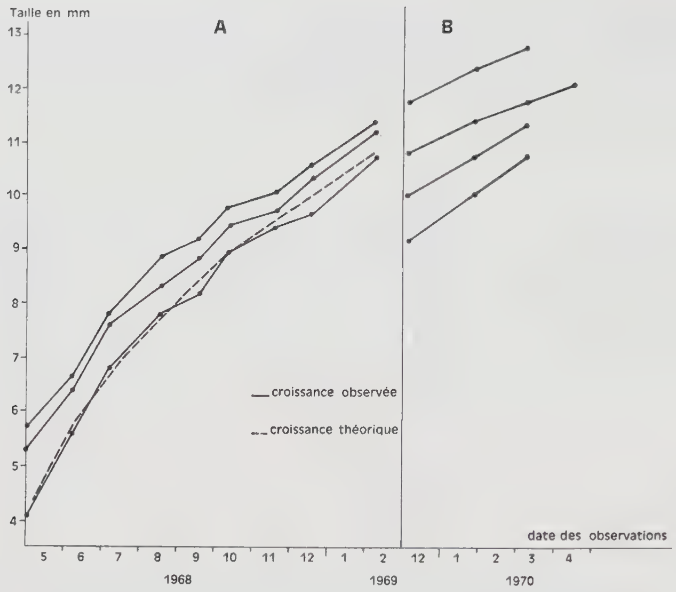


Fig. 3. — *Corbicula africana:* croissance observée et croissance théorique au delta du Chari.

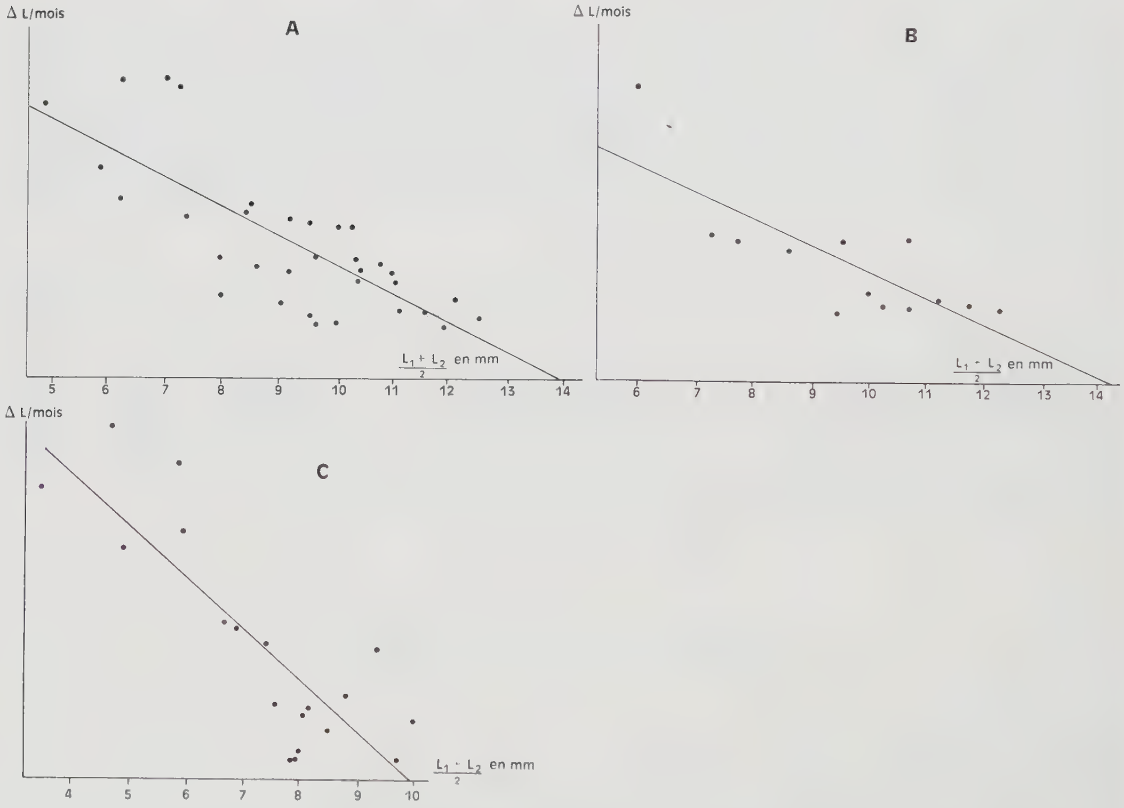


Fig. 4 — *Corbicula africana:* taux de croissance en fonction de la taille moyenne entre deux mensurations, et droite d'ajustement.
A — delta du Chari, B — Baga Kawa, C — Bol.

— Delta du Chari.

Dans un premier temps, trois cohortes ont été mises en élevage dans des caisses du type 1 (fig. 3A). Ces élevages, interrompus au bout de neuf mois pour des raisons matérielles, ont été repris par la suite avec quatre lots d'individus de grande taille (fig. 3B).

L'ensemble de ces observations a permis de calculer les paramètres de l'équation de Von Bertalanffy (fig. 4 et tabl. 1) et de construire la courbe théorique correspondante.

— Baga Kawa.

Les résultats d'élevage sont assez fragmentaires pour cette station mais couvrent un éventail de tailles suffisamment large pour calculer la courbe théorique (fig. 4 et tabl. I).

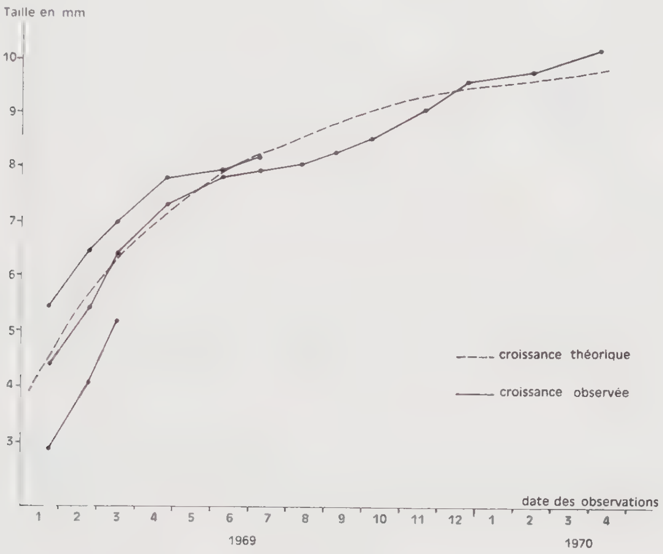


Fig. 5. — *Corbicula africana:* croissance observée et croissance théorique à Bol.

— Bol.

Dans cette station, une cohorte a pu être suivie durant plus d'un an et l'on possède par ailleurs quelques autres résultats fragmentaires. On constate sur la courbe réelle (fig. 5) une diminution assez nette de la croissance vers le milieu de la saison chaude et une reprise peu avant la saison fraîche. Ce phénomène n'ayant pas été observé à Baga Kawa et au delta du Chari, on peut se demander s'il s'agit là d'un fait particulier à la station ou résultant des conditions d'élevage. En l'absence d'autres données de contrôle, il n'est pas possible de conclure. Il faut cependant souligner que la période de croissance ralentie correspond approximativement à la période de baisse du lac, période d'autre part assez calme en ce qui concerne le régime des vents (exception faite des tornades). La circulation et l'agitation des eaux, moins importantes à cette époque, pourraient être responsables du ralentissement de la croissance du fait du renouvellement moins rapide des masses d'eaux et des particules alimentaires au niveau du fond. Notons à cet effet, que le Chari coule toute l'année à la station du delta et qu'il existe également toute l'année un courant assez sensible au niveau de la station de Baga Kawa.

Il existe une grande analogie entre les valeurs de K et de $L\infty$ pour les stations du Delta et de Baga Kawa (tableau I). Le test t utilisé pour comparer les cœfficients de régression (K)

dans les deux stations, donne une valeur non significative (t = 0,382 pour 42 d.d.l.) (1). On peut donc en conclure que la croissance des *Corbicula africana* est la même à Baga Kawa qu'au delta du Chari.

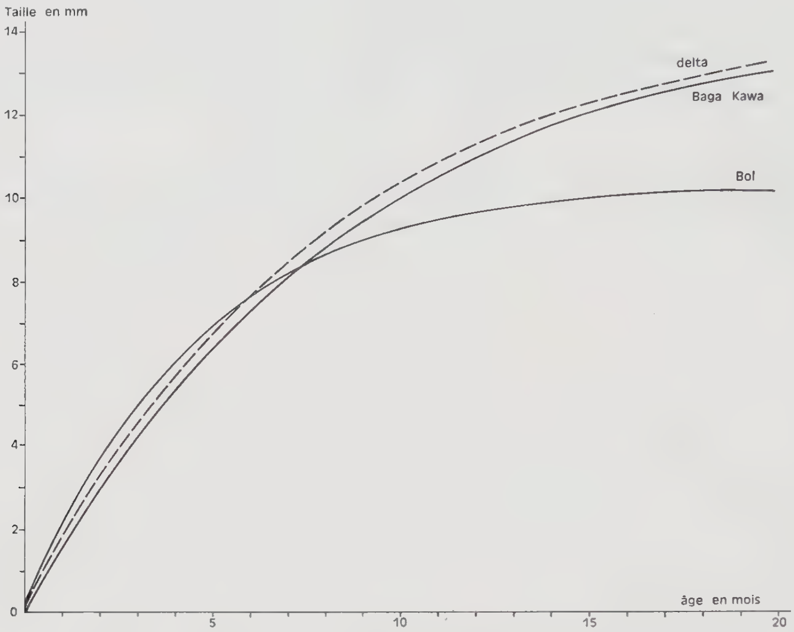


Fig. 6. — *Corbicula africana:* comparaison des courbes théoriques de croissance dans trois stations du lac Tchad.

A Bol par contre, K et L∞ sont très différents des stations précédentes. Cependant, la croissance des stades jeunes est assez semblable pour les trois stations étudiées (fig. 6), la différence ne se faisant sentir à Bol, qu'aux environs de la taille 7 mm.

TABLEAU I

Corbicula africana: valeurs des paramètres K et L∞ de l'équation de croissance de VON BERTALANFFY, en trois endroits du lac. r représente la valeur du cœfficient associé à la droite de régression de l'accroissement instantané en fonction de la longueur

LIEU	L∞ en mm	K	r
Delta	13,9	0,127	0,770
Baga Kawa	14,2	0,115	0,787
Bol	10	0,221	0,836

3.1.2. *Caelatura aegyptiaca.*

— BOL.

On constate pour l'ensemble des lots mis en élevage à Bol dans des caisses du type 2, un ralentissement de la croissance durant la saison fraîche. K et L∞ calculés à partir des résultats observés (fig. 7) sont respectivement :

(1) d.d.l. = degrés de liberté.

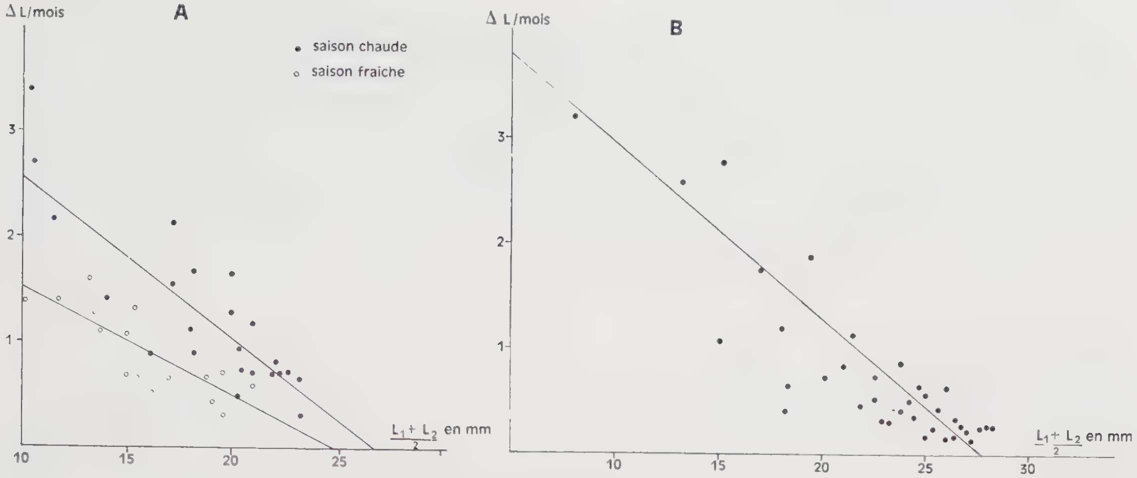


Fig. 7. — *Caelatura aegyptiaca* à Bol ; accroissement instantané en fonction de la taille moyenne entre deux mensurations.

A — élevages du type 2, B — élevages du type 3.

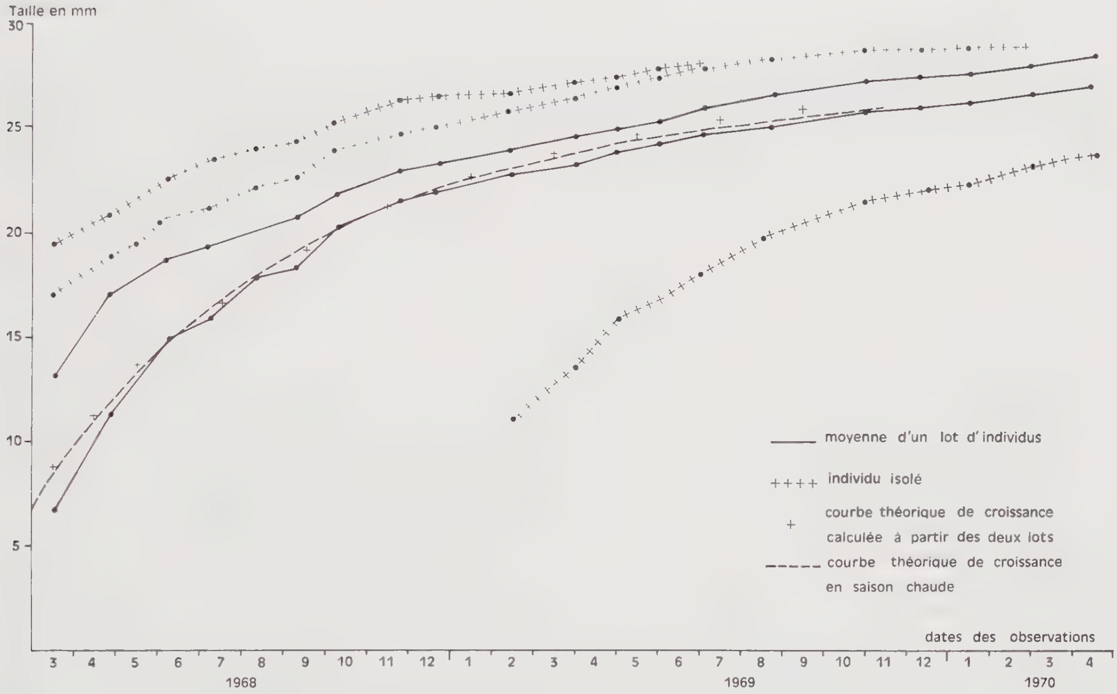


Fig. 8. — *Caelatura aegyptiaca* à Bol : croissance observée et croissance théorique calculée à partir des résultats obtenus dans des élevages du type 3. Comparaison avec la courbe théorique de croissance en saison chaude obtenue à partir des données de la fig. 7A.

K = 0,100 et L∞ = 25 mm (r = 0,814) en saison fraîche.
K = 0,152 et L∞ = 26,8 mm (r = 0,795) en saison chaude.

La comparaison des deux coefficients de régression, donne une valeur t = 1,714 pour 39 d.d.l. Bien que non significative, cette valeur est cependant suffisamment élevée pour que l'on puisse considérer que la saison influe sur la vitesse de croissance de l'espèce étudiée.

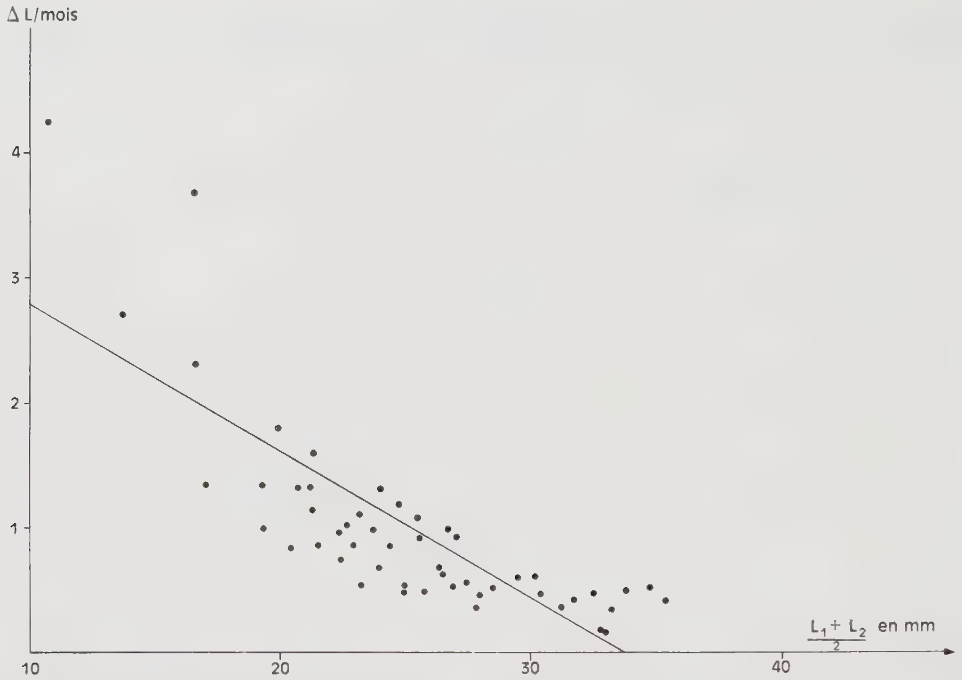


Fig. 9. — *Caelatura aegyptiaca* à Baga Kawa : taux de croissance en fonction de la taille moyenne entre deux mensurations, et droite d'ajustement.

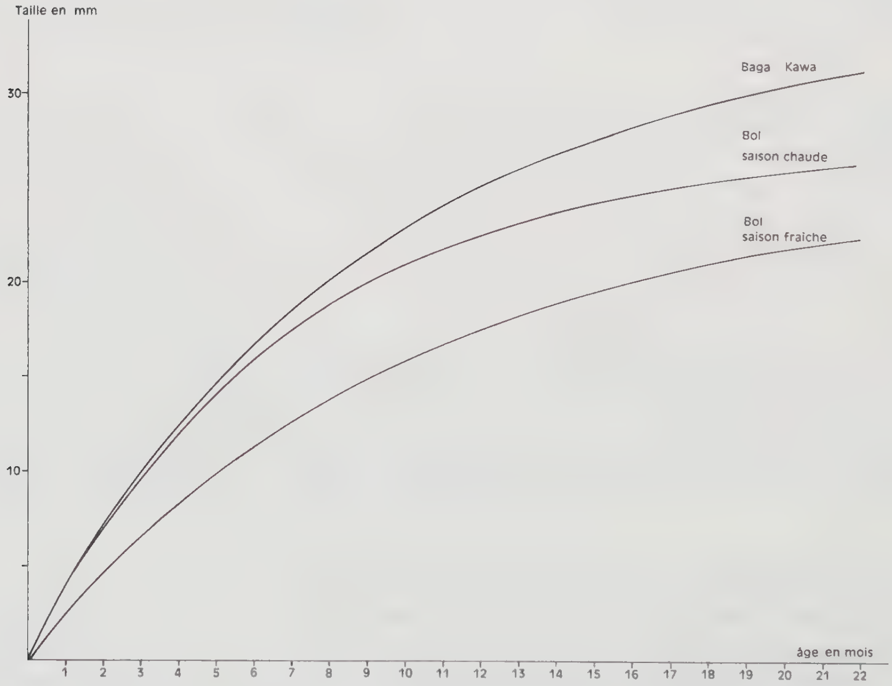


Fig. 10. — *Caelatura aegyptiaca :* comparaison entre les courbes théoriques de croissance à Bol et à Baga Kawa.

On possède également des résultats concernant deux lots d'individus élevés à Bol durant plus de deux ans dans des caisses du type 3 (fig. 8). Compte tenu du petit nombre de données en saison fraîche, il n'a pas été possible de distinguer les deux saisons et l'on a calculé K et $L\infty$ pour l'ensemble des observations : $K = 0{,}141$ et $L\infty = 27{,}7$ mm ($r = 0{,}861$).

La comparaison effectuée entre les coefficients de régression des résultats des élevages du type 3 et des résultats de saison chaude des élevages du type 2, donne une valeur t de 0,382 pour 58 d.d.l. qui n'est pas significative. On peut en tirer deux conclusions : d'une part le type d'élevage ne semble pas affecter la croissance de l'espèce ; d'autre part, la courbe de saison chaude correspond à une bonne approximation de la croissance réelle de l'espèce.

– Baga Kawa.

La saison ne paraît pas influer sur la croissance des *C. aegyptiaca* à Baga Kawa, à l'inverse de ce qui se passe à Bol. Si l'on calcule en effet les coefficients de régression de l'accroissement instantané en fonction de la taille (19 à 30 mm) et pour chacune des saisons, on obtient $K = 0{,}078$ en saison fraîche et $K = 0{,}090$ en saison chaude.

La comparaison des coefficients de régression par le test t donne une valeur de 0,402 pour 30 d.d.l., valeur qui n'est pas significative.

Pour l'ensemble des résultats (fig. 9), on a donc calculé : $K = 0{,}114$ et $L\infty = 33{,}8$ mm ($r = 0{,}794$).

Comparaison entre la croissance a Bol et la croissance a Baga Kawa

Si l'on compare sur un même graphique (fig. 10) les courbes de croissances calculées pour *Caelatura aegyptiaca*, on constate que la croissance est plus rapide à Baga Kawa qu'à Bol.

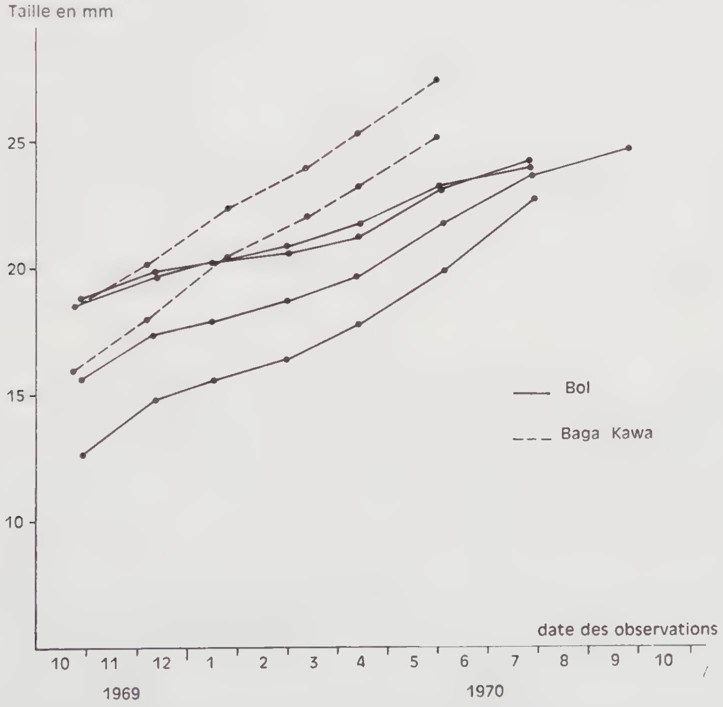


Fig. 11. — *Caelatura aegyptiaca:* comparaison entre la croissance observée de divers lots d'individus tous originaires de Baga Kawa, mais élevés soit à Baga Kawa, soit à Bol.

D'autre part, la taille maximale observée des *Caelatura aegyptiaca* de Baga Kawa est d'environ 40 mm. Or, cette taille maximale est beaucoup plus faible à Bol (32 mm environ).

Le problème qui se pose, est de savoir si cette différence dans la croissance est le fait de conditions écologiques différentes ou celui de populations génétiquement différentes.

Des *Caelatura aegyptiaca* prélevés à Baga Kawa ont donc été mis en élevage à Bol. La comparaison des courbes de croissance de ces mollusques transplantés avec celles de lots élevés dans leur milieu d'origine (fig. 11) montre que l'hypothèse d'une influence des conditions écologiques paraît la plus vraisemblable. Les mollusques originaires de Baga Kawa et élevés à Bol, ont en effet une croissance moins rapide que dans leur milieu d'origine.

La brièveté des périodes d'observation et le faible éventail de tailles utilisé ne permettant pas d'obtenir une bonne estimation de K par la méthode des accroissements instantanés, les segments de courbes de croissance ont été assimilés à des droites. Les pentes de ces droites correspondant à une même taille initiale ont ensuite été comparées deux à deux (tabl. II)..

TABLEAU II

Caelatura aegyptiaca : Pentes des droites de régression calculées à partir des résultats d'élevage (fig. 11) etcœfficients de corrélation (r)

	Longueur initiale	Longueur finale	r	Pente
BOL Période du 28-10-69 au 30-7-70	(1) 15,6 (2) 18,6 (3) 18,7 12,7	23,7 24,3 23,3 22,8	0,989 0,988 0,989 0,989	0,831 0,603 0,587 1,035
BAGA KAWA Période du 20-10-69 au 31-5-70	(4) 18,5 (5) 15,9	27,5 25,2	0,999 0,999	1,205 1,233

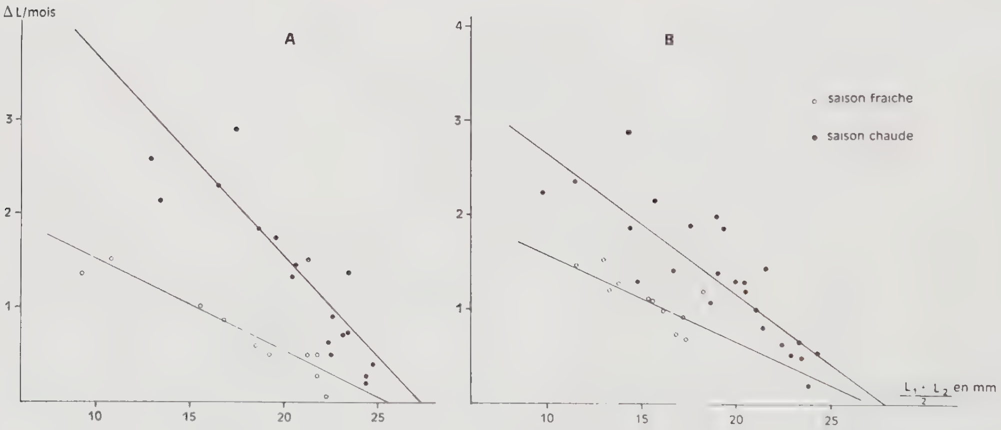


Fig. 12. — *Caelatura teretiuscula* à Bol : taux d'accroissement en fonction de la taille moyenne entre deux mensurations. A — élevages du type 2, B — élevages du type 3.

Le test t appliqué aux coefficients de régression a donné les résultats suivants :

entre (2) et (3) t = 0,274 pour 8 d.d.l.

(1) et (5) t = 6,57 pour 9 d.d.l.

(2) et (4) t = 12,40 pour 9 d.d.l.
(3) et (4) t = 12,26 pour 9 d.d.l.

Si la différence n'est pas significative entre les lots (2) et (3), élevés au même endroit, elle est par contre hautement significative entre les lots élevés à Bol et ceux élevés à Baga Kawa.

Il apparaît nettement donc que les différences observées dans la croissance de *C. aegyptiaca* entre ces deux stations, résulte de conditions écologiques plus favorables à Baga Kawa qu'à Bol. Une des principales conséquences en est la différence entre les tailles maximales atteintes par cette espèce dans les deux stations.

3.1.3. *Caelatura teretiuscula.*

On ne dispose pour cette espèce, que de résultats d'élevages effectués, à Bol en 1969 et 1970. Les différents lots étudiés ont été séparés en deux groupes, selon que les mollusques avaient été élevés dans des caisses du type 2 ou dans des caisses du type 3. Sur les courbes de croissance observées, on constate chez cette espèce, comme chez les *Caelatura aegyptiaca* de Bol, un ralentissement assez net pour la période correspondant à la saison fraîche. Pour chacun des groupes K et L∞ ont donc été calculés en fonction des saisons (tabl. III et fig. 12). Les résultats obtenus sont assez voisins pour les deux types de caisses et pour la même saison.

TABLEAU III

Caelatura teretiuscula à Bol. Valeurs de K et L∞ en saison fraîche et en saison chaude pour deux types de caisse d'élevage ; r = cœfficient de corrélation associé à la droite de régression de ΔL/mois en fonction de la taille (fig. 12) ; n = nombre d'observations

	Caisses du type 2			Caisse du type 3		
		r	n		r	n
Saison Fraîche	K = 0,094 L∞ = 25,5 mm	0,959	10	K = 0,096 L∞ = 27,1 mm	0,752	11
Saison Chaude	K = 0,200 L∞ = 27,3 mm	0,876	18	K = 0,157 L∞ = 27,9 mm	0,863	23

La comparaison des coefficients de régression entre les deux types d'élevage et pour une même saison, donne respectivement des valeurs t = 0,052 pour 17 d.d.l. en saison fraîche et t = 1,384 pour 37 d.d.l. en saison chaude. Ces valeurs ne sont pas significatives et permettent de conclure que le type d'élevage utilisé influe peu sur la vitesse de croissance des *Caelatura teretiuscula.*

Les données concernant une même saison ont donc été regroupées et ont permis de calculer la courbe théorique (fig. 13) avec :

K = 0,103 et L∞ = 25,6 mm (r = 0,907) en saison fraîche
K = 0,159 et L∞ = 28,1 mm (r = 0,842) en saison chaude

La différence significative (t = 2,87 pour 58 d.d.l.) entre ces deux derniers coefficients de régression, montre l'influence marquée de la saison sur la croissance de l'espèce.

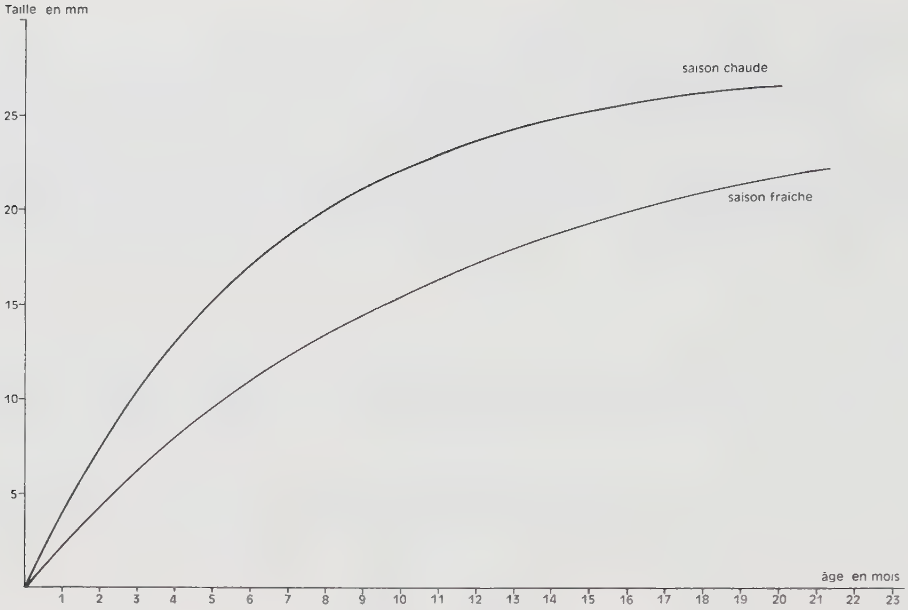


Fig. 13. — *Caelatura teretiuscula* à Bol : courbes théoriques de croissance selon la saison.

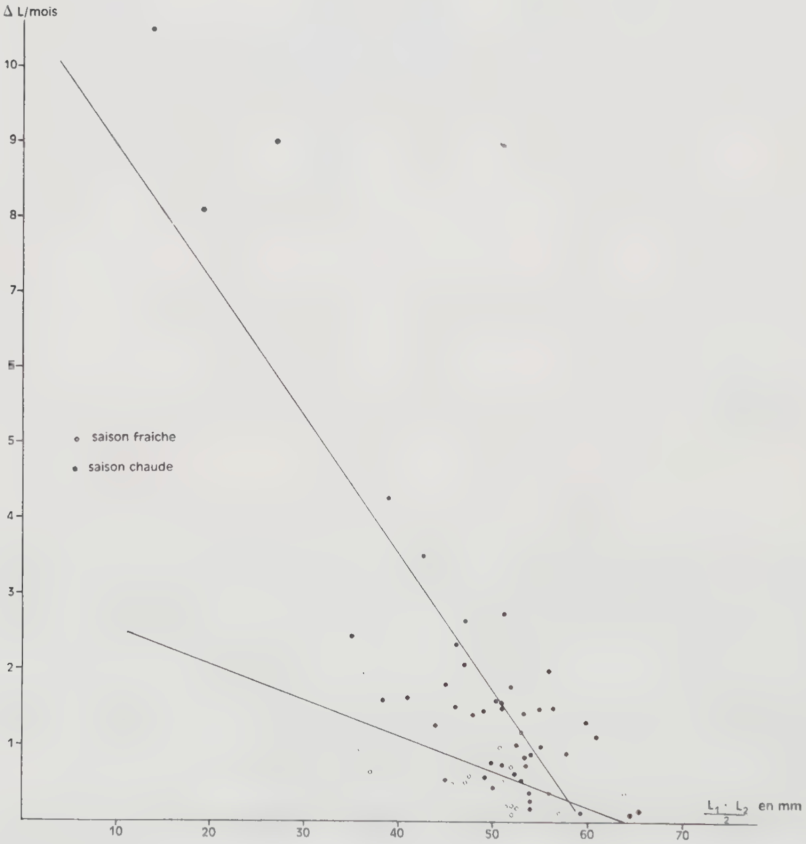


Fig. 14. — *Mutela rostrata* à Bol : taux de croissance en fonction de la taille moyenne entre deux mensurations et de la saison.

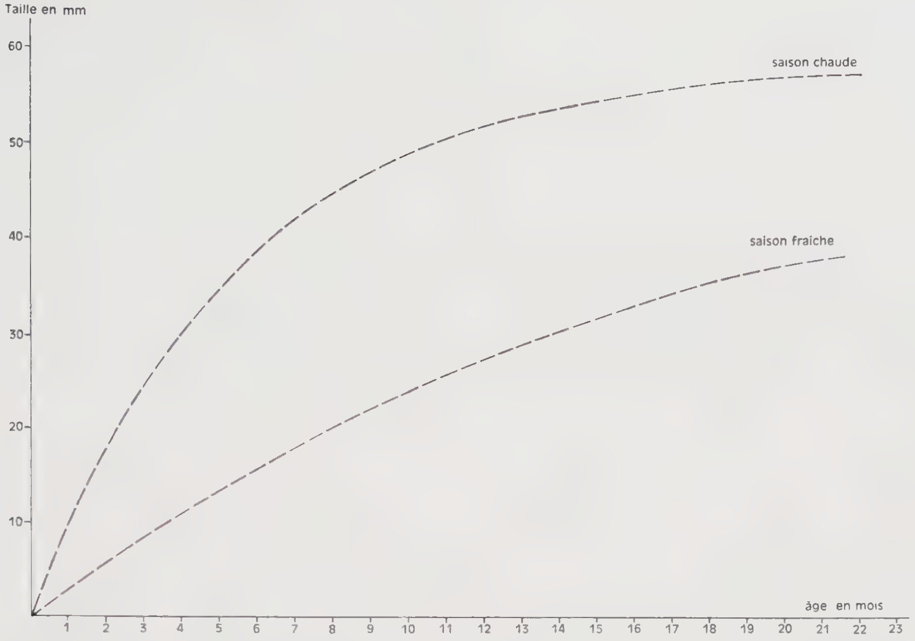


Fig. 15. — *Mutela rostrata* à Bol : courbes théoriques de croissance en fonction de la saison.

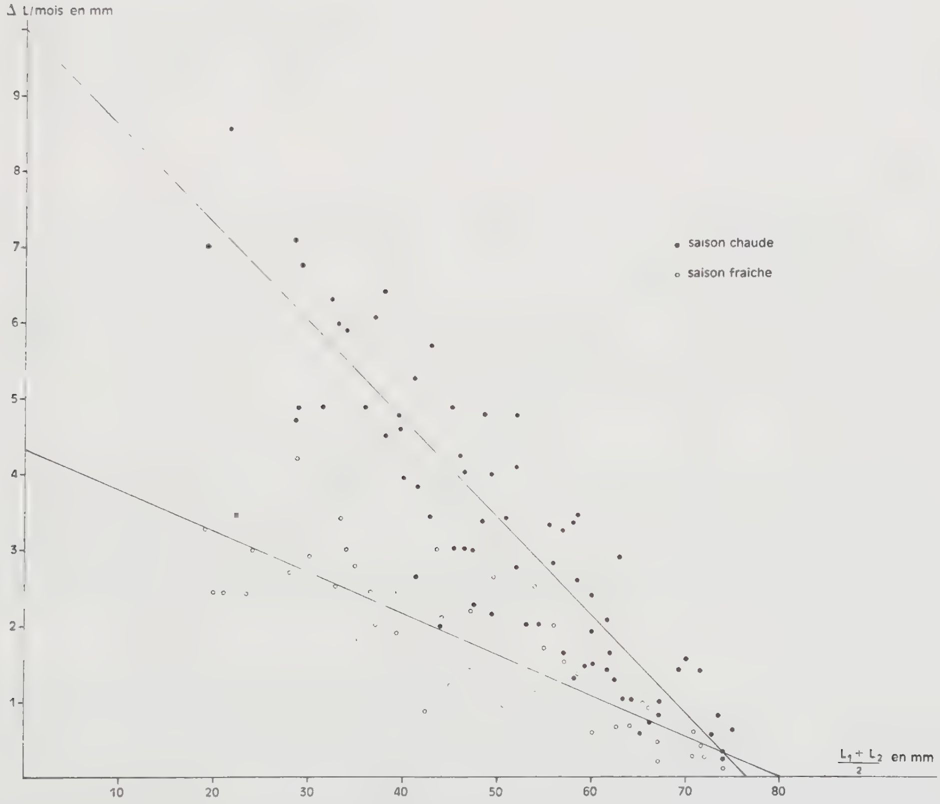


Fig. 16. — *Mutela dubia* à Bol : taux de croissance en fonction de la taille moyenne entre deux mensurations et de la saison

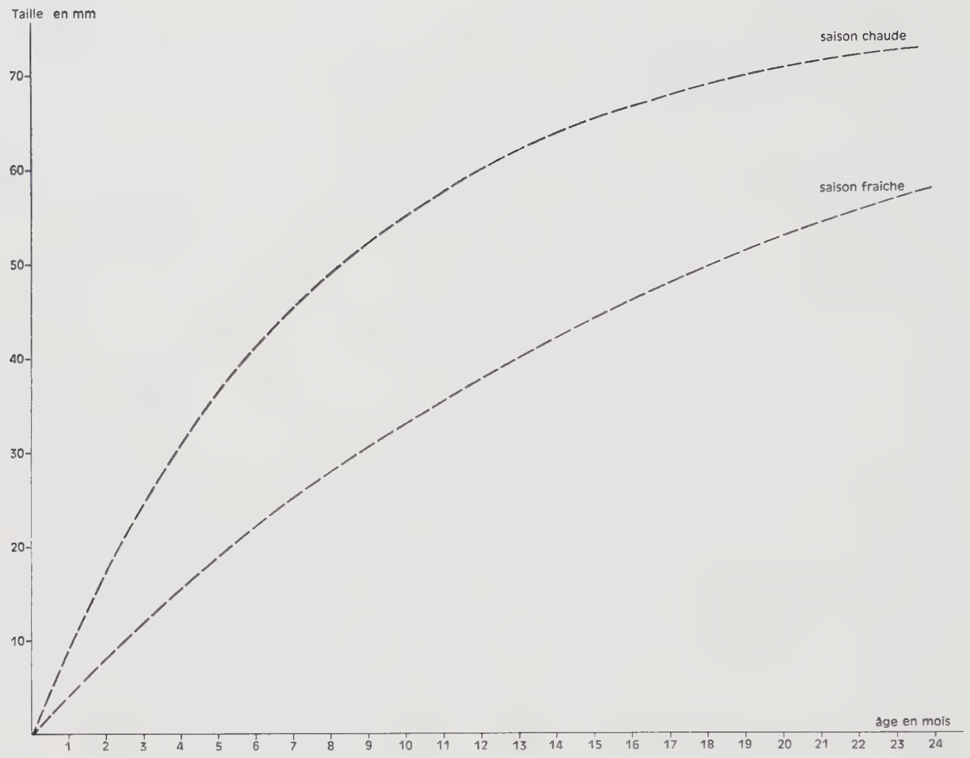


Fig. 17. — *Mutela dubia* à Bol : courbes théoriques de croissance en fonction de la saison.

3.1.4. *Mutela rostrata.*

Il a été difficile de récolter beaucoup d'individus de cette espèce qui est peu abondante dans le lac. On possède cependant quelques résultats concernant une douzaine d'individus mis en élevage à Bol dans des caises du type 1 et 2.

K et L∞, ont été calculés comme précédemment en fonction des deux saisons (fig. 14) :

$K = 0{,}048$ et $L\infty = 63{,}2$ mm ($r = 0{,}691$) en saison fraîche
$K = 0{,}179$ et $L\infty = 59{,}3$ mm ($r = 0{,}843$) en saison chaude

La comparaison des deux coefficients de régression par le test t (6,336, ici pour 62 d.d.l.) montre que leur différence est hautement significative et que la saison joue un rôle très important sur la vitesse de croissance de cette espèce.

Compte tenu du peu de données, on peut considérer en première approximation, que la courbe calculée en saison chaude représente une bonne estimation de la croissance de *Mutela rostrata.*

3.1.5. *Mutela dubia.*

La croissance de cette espèce a également été étudiée à Bol où suffisamment d'individus ont pu être récoltés pour effectuer des élevages. Les courbes de croissance mettent en évidence un très net ralentissement en saison fraîche, particulièrement pour les stades jeunes. K et L∞ calculés pour chacune des saisons (fig. 16) sont respectivement :

$K = 0{,}053$ et $L\infty = 80{,}9$ mm ($r = 0{,}847$) en saison fraîche
$K = 0{,}129$ et $L\infty = 76{,}4$ mm [$r = 0{,}882$) en saison chaude.

Les deux coefficients de régression sont également significativement différents pour cette espèce (t = 2,64 pour 120 d.d.l.).

3.2. Prosobranches.

3.2.1. *Cleopatra bulimoides*

— Samia.

Deux cohortes de jeunes individus ont été mises en élevage en saison chaude (fig. 18A). Il existe une très forte similitude dans l'allure de la courbe de croissance moyenne de ces deux cohortes. Le calcul des paramètres de l'équation de von Bertalanffy (tabl. IV) a permis de construire la courbe théorique (fig. 18A) qui s'ajuste bien aux données recueillies.

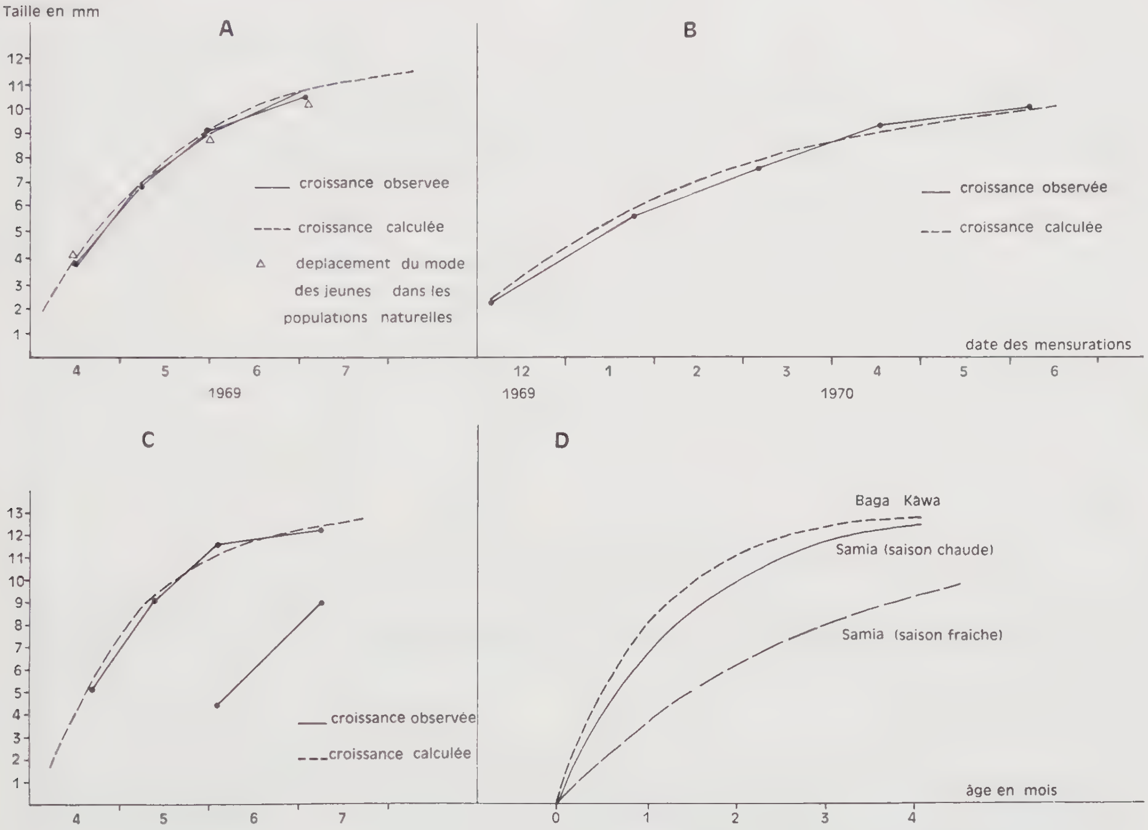


Fig. 18. — *Cleopatra bulimoides:* croissance observée et croissance théorique
A — Samia en saison chaude, B — Samia en saison fraîche, C — Baga Kawa en saison chaude, D — comparaison des courbes théoriques de croissance à Samia et à Baga Kawa.

Dans le cas présent, la comparaison avec la croissance dans le milieu naturel, a pu exceptionnellement être faite. Les mensurations des individus récoltés à proximité des élevages (fig. 19) mettent en effet en évidence pour la population naturelle deux modes en avril 1969 : un mode pour les adultes et un mode pour les jeunes, ce dernier correspondant approximativement à la

taille moyenne des individus mis en élevage. Les déplacements du mode des jeunes, en juin et juillet, sont aux erreurs d'estimation près, très proches des résultats obtenus en élevage (fig. 18 A).

Le type d'élevage *in situ*, utilisé dans cette étude, donne donc des résultats comparables aux observations faites dans la nature pour les *Cleopatra* et les courbes de croissance obtenues

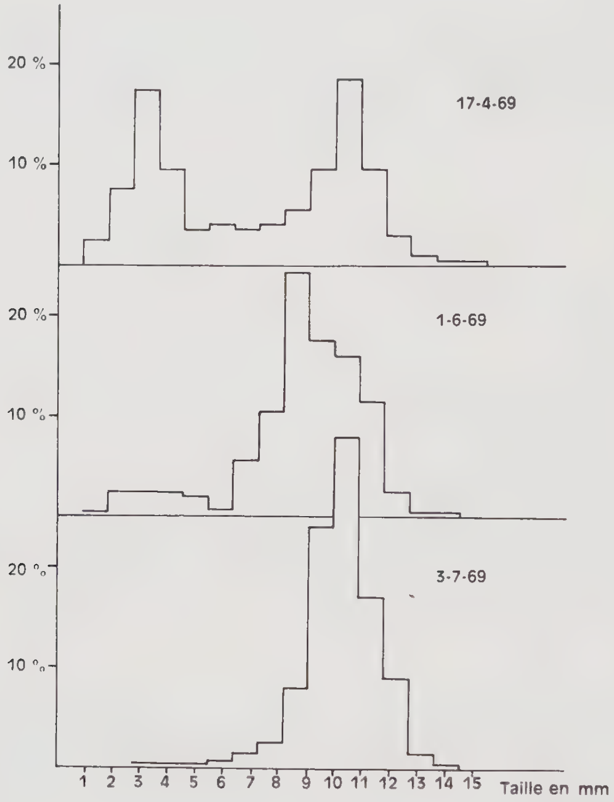


Fig. 19. — *Cleopatra bulimoides* à Samia : pourcentage des effectifs par classe de taille dans les populations naturelles lors de trois prélèvements successifs.

par cette méthode, sont extrapolables aux conditions naturelles. La croissance en saison fraîche a pu également être obtenue à Samia (fig. 18B). Ici encore, la courbe de von Bertalanffy (tabl. IV) s'ajuste bien aux données d'observation.

— Baga Kawa.

Une seule cohorte a pu être suivie suffisamment longtemps en saison chaude (fig. 18C) pour qu'on puisse calculer la courbe théorique (tabl. IV).

La comparaison des courbes théoriques de saison chaude à Samia et à Baga Kawa (fig. 18D), montre que leur allure est assez voisine. La croissance semble cependant un peu plus rapide à Baga Kawa qu'à Samia, ce qui semble confirmer les observations faites précédemment et selon lesquelles les conditions écologiques seraient plus favorables à Baga Kawa.

TABLEAU IV

Cleopatra bulimoïdes : valeurs des paramètres K et L∞ des courbes théoriques de croissance à Samia et à Baga Kawa

LIEU	K	L∞ en mm	r
SAMIA Saison chaude.......	0,624	12,1	0,953
SAMIA Saison fraîche.......	0,325	11	0,942
BAGA KAWA Saison chaude.......	0,920	11,6	0,973

3.2.2. *Melania tuberculata.*

Bien que cette espèce soit la plus abondante sur le lac Tchad, les données concernant sa croissance sont très peu nombreuses. L'une des raisons de cette lacune est l'érosion rapide des apex qui rend difficile les mensurations. Cette érosion semble par ailleurs plus rapide en élevages que dans la nature. Une autre raison est le peu de succès de la plupart des élevages tentés sur

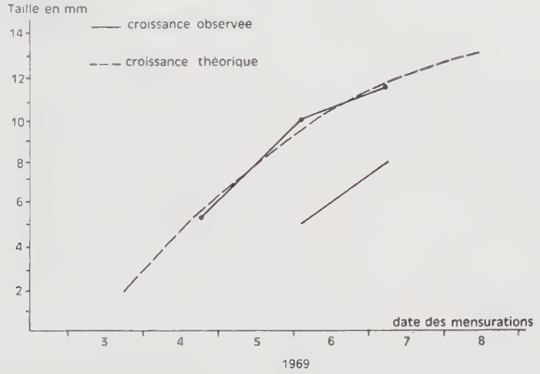


Fig. 20. — *Melania tuberculata* à Baga Kawa : croissance observée et croissance théorique.

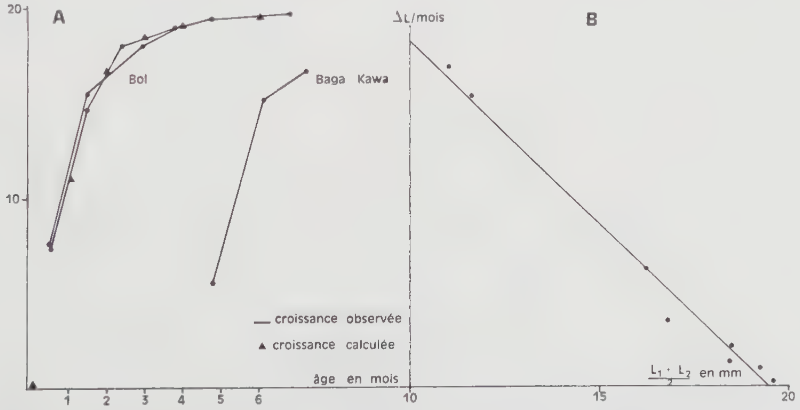


Fig. 21. — *Bellamya unicolor :* A — croissance observée et croissance théorique à Bol et comparaison avec Baga Kawa. B — taux d'accroissement en fonction de la taille moyenne entre deux mensurations.

cette espèce, soit du fait d'une forte mortalité, soit du fait de l'endommagement des caisses d'élevage. Néanmoins, quelques résultats ont pu être obtenus à Baga Kawa (fig. 20), durant la saison chaude, à partir desquels les paramètres de la courbe théorique ont été calculés : K = 0,307; $L\infty$ = 15,9 mm (r = 0,922). L'ajustement des résultats observés à la courbe théorique est assez bon, dans la limite des tailles étudiées. Bien que des tailles assez importantes (3 à 4 cm) aient pu être observées chez cette espèce, les populations naturelles sont généralement composées d'individus de taille inférieure à 2 cm. On peut donc, en l'absence d'autres données, estimer que la courbe de croissance théorique calculée ici, constitue une approximation de la croissance de cette espèce pour la majorité des tailles rencontrées dans la nature.

3.2.3. *Bellamya unicolor.*

La croissance de deux cohortes a été suivie durant plusieurs mois à Bol (fig. 21A). A partir de ces résultats (fig. 21B), on a pu calculer K = 0,969 et $L\infty$ = 19,5 mm (r = 0,992).

Des résultats fragmentaires obtenus à Baga Kawa présentent une grande analogie avec ceux de Bol.

4. *DISCUSSION ET CONCLUSIONS*

Les observations concernant la croissance des mollusques africains d'eau douce sont encore extrêmement rares, exception faite des Pulmonés vecteurs de bilharziose dont on ne s'est pas préoccupé ici. Il n'est donc pas possible de comparer la croissance des mollusques étudiés avec d'autres régions que le lac Tchad. On peut cependant souligner les principaux résultats acquis :

— Influence des conditions ambiantes sur la croissance, qui se manifeste pour beaucoup d'espèces (*Caelatura aegyptiaca* par ex.) par une croissance plus rapide à Baga Kawa que dans les autres stations étudiées.

— Influence de la saison qui a pu être mise en évidence chez les Lamellibranches et les Prosobranches. Il paraît logique d'attribuer à la baisse de température assez prononcée en saison fraîche, la diminution du taux de croissance. Cependant il semble que certaines espèces (*Corbicula* en particulier) soient peu sensibles à ce phénomène. D'autre part, pour les *Caelatura aegyptiaca*, on a pu constater que si la saison exerçait une influence marquée sur la croissance à Bol, il n'en était pas de même à Baga Kawa où l'on n'a pu mettre en évidence de différence significative du taux de croissance entre les deux saisons.

— Le type d'élevage utilisé n'influe pas (ou très peu) sur la croissance des mollusques. La comparaison entre la croissance en élevage et dans le milieu naturel a d'autre part démontré que les résultats sont identiques pour les *Cleopatra*. On peut donc admettre que la croissance expérimentale calculée est assimilable à la croissance dans le milieu naturel.

L'utilisation d'un modèle mathématique comme l'équation de Von Bertalanffy présente de nombreux avantages :

— à partir de la croissance de lots d'individus de taille différente durant un temps assez court, elle permet de calculer une courbe théorique de croissance pour toutes les tailles. Cette courbe est plus précise et plus satisfaisante que la mise à bout des divers fragments de courbes obtenus pour chacun des lots. C'est donc un avantage certain dans les études assez brèves sur des animaux à durée de vie de plusieurs années, comme c'est le cas de certains mollusques.

— On sait qu'il existe une certaine variabilité individuelle dans la croissance. De même, il peut exister une différence entre les lots, surtout lorsqu'ils ne renferment que peu d'individus. La courbe théorique représentera la moyenne de toutes ces informations. Par la même occasion, les petites irrégularités dues à l'imprécision des mesures, disparaissent sur cette courbe théorique.

TABLEAU V

Récapitulation des valeurs de K et L∞ calculées pour les différentes espèces étudiées et selon les stations. N'ont été retenues ici que les valeurs considérées comme représentatives de la croissance réelle

	K	L∞ (mm)
Corbicula africana		
— Bol	0,221	10
— Baga Kawa	0,115	14,2
— delta du Chari	0,127	13,9
Caelatura aegyptiaca		
— Bol	0,152	26,8
— Baga Kawa	0,114	33,8
Caelatura teretiuscula		
— Bol	0,159	28,1
Mutela rostrata		
— Bol	0,179	59,3
Mutela dubia	0,129	76,4
Cleopatra bulimoides		
— Baga Kawa	0,920	11,6
— Samia	0,624	12,1
Melania tuberculata		
— Baga Kawa	0,307	15,9
Bellamya unicolor		
— Bol	0,969	19,5

— Le modèle utilisé fait intervenir deux paramètres simples (K et L∞) qui permettent eventuellement de comparer facilement les courbes de croissance (tabl. V).

— L'équation de Von Bertalanffy peut s'intégrer ultérieurement dans les équations de production.

BIBLIOGRAPHIE

ABELOOS (M.), 1944. — Recherches expérimentales sur la croissance. La croissance des mollusques arionides. *Bull. Biol. France et Belgique*, 78, pp. 215-256.

DEJOUX (C.), LAUZANNE (L.), LÉVÊQUE (Ch.), 1969. — Évolution qualitative et quantitative de la faune benthique dans la partie est du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, III, 1, pp. 3-58.

GAILLARD (J. M.), 1965. — Aspects qualitatifs et quantitatifs de la croissance de la coquille de quelques espèces de mollusques Prosobranches en fonction de la latitude et des conditions écologiques. *Mém. Mus. Nat. Hist. nat., Paris*, sér. A, t. XXXVIII, 155 p., 7 pl.

GULLAND (J. A.), 1969. — Manuel des méthodes d'évaluation des stocks d'animaux aquatiques. Première partie : Analyse des populations. Manuel F. A. O. de Science Halieutique FRS/M4, 160 p.

HUGHES (R. N.), 1970. — Population dynamics of the bivalve *Scrobicularia plana* (Da Costa) on an intertidal mud-flat in *North Wales. J. Anim. Ecol.* 39, pp. 333-356.

KNIGHT (W.), 1968. — Asymptotic growth: an example of nonsense disguised as mathematics. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 25, pp. 1303-1307.

LÉVÊQUE (Ch.), 1968. — Biologie de *Bulinus forskali* (Mollusque, gastéropode) de la région de Fort-Lamy (Tchad). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, II, 2, pp. 79-90.

NOMURA, 1927. — An application of $a = k\,b^k$ in expressing the growth relation *in* the freshwater bivalve, *Sphaerium heterodon* Pils. *Sc. Rep. Tohoku Imp. Univ.*, 2, pp. 57-62.

VON BERTALANFFY (L.), 1938. — A Quantitative theory of organic growth. *Hum. Biol.*, 10, 2, pp. 181-213.

WILBUR (K. M.), OWEN (G.), 1964. — Growth : *in* Physiology of mollusca (Wilbur et Younge ed.). Vol. 1, pp. 211-242.

2 - RELATIONS TAILLE-POIDS ET CROISSANCE EN POIDS

Dans les calculs de production, il est nécessaire d'utiliser la croissance pondérale des individus. Lorsque celle-ci n'a pu être obtenue directement et que l'on possède seulement la croissance en taille, on doit rechercher les relations entre le poids et la taille qui permettent de passer de la croissance en taille à la croissance en poids. De telles relations (relations d'allométrie) sont de la forme : $W = aL^b$ où W est le poids et L la taille de l'animal

Après transformation on obtient : $\log a + b \log L = \log W$ où a est une constante spécifique des unités utilisées (L et W). Pour déterminer a et b, on calcule l'axe majeur réduit de log W en fonction de log L - b est la pente et log a, l'intersection avec l'axe des poids.

Les mollusques d'une même espèce ont été regroupés par classes de taille (de 1 mm en 1 mm) et pour chaque classe de taille le poids moyen d'un individu a été déterminé par pesée et rapporté à la taille moyenne de la classe. Quelques centaines de mollusques ont été utilisés pour les calculs à raison de 30 à 50 individus par classe de taille, et l'échelle des tailles était aussi étendue que possible. Les relations ont ensuite été calculées entre les couples de valeurs taille-poids ainsi mesurés.

En vue des calculs ultérieurs de production, on a distingué pour chaque espèce le poids frais (PF) qui est le poids de l'animal frais dans sa coquille, le poids sec des parties molles ou poids organique sec (POS), et le poids des coquilles (PC) [1]. PF a été mesuré sur des animaux séchés

---

1) Dans ces divers sigles, on a conservé la notation française P pour poids, qu'il ne faut pas confondre avec la notation internationale P pour production. Ces sigles n'ayant été utilisés que dans un but de précision, on a cependant retenu la notation internationale W pour parler du poids en général.

TABLEAU I - Valeurs des constantes a et b de la relation allométrique entre la taille et le poids sec du corps et entre la taille et le poids des coquilles, r est le coefficient de corrélation associé à l'axe majeur réduit de log W en fonction de log L (le poids W est en mg, la taille L en mm).

Espèces	Localité	Gamme de tailles mesurées (mm)	taille = f (P.O.S.)			taille = f (P.C.)			taille = f (P.F.)		
			a	b	r	a	b	r	a	b	r
Bellamya unicolor	Baga Kawa	9 à 19	0,032	2,64	0,992	0,140	2,82	0,997	0,212	2,94	0,997
	Bol	12 à 21	0,023	2,82	0,975	1,008	2,22	0,994	0,363	2,80	0,999
Cleopatra bulimoides	Baga Kawa	8 à 14	0,214	1,81	0,995	0,220	2,64	0,989	0,374	2,62	0,996
Melania tuberculata	Samia	8 à 19	0,015	2,37	0,992	0,051	2,74	0,994	0;131	2,59	0,998
Corbicula africana	delta du Chari	6 à 16	0,018	2,67	0,996	0,271	3,02	0,996	0,475	2,96	0,998

TABLEAU II - Valeurs des constantes a et b des relations allométriques entre P.O.S, P.C. et P.F. pris deux à deux - r est le coefficient de corrélation associé à l'axe majeur réduit

espèces	localité	gammes de tailles mesurées (mm)	P.O.S. = f (P.F.)			P.C. = f (P.F.)			P.O.S. = f (P.C.)		
			a	b	r	a	b	r	a	b	r
<u>Bellamya unicolor</u>	Baga Kawa	9 à 19	0,093	0,95	0,990	0,424	1,02	0,998			
	Bol	12 à 21	0,030	1,12	0,984	1,288	0,88	0,998			
<u>Cleopatra bulimoides</u>	Baga Kawa	8 à 14	0,429	0,69	0,997	0,591	1,01	0,994	0,655	0,67	0,905
<u>Melania tuberculata</u>	Samia	8 à 19	0,094	0,93	0,993	0,405	1,07	0,938	0,209	0,86	0,906
<u>Corbicula africana</u>	delta du Chari	6 à 16	0,038	0,89	0,998	0,640	1,01	0,999	0,059	0,88	0,9[illegible]8

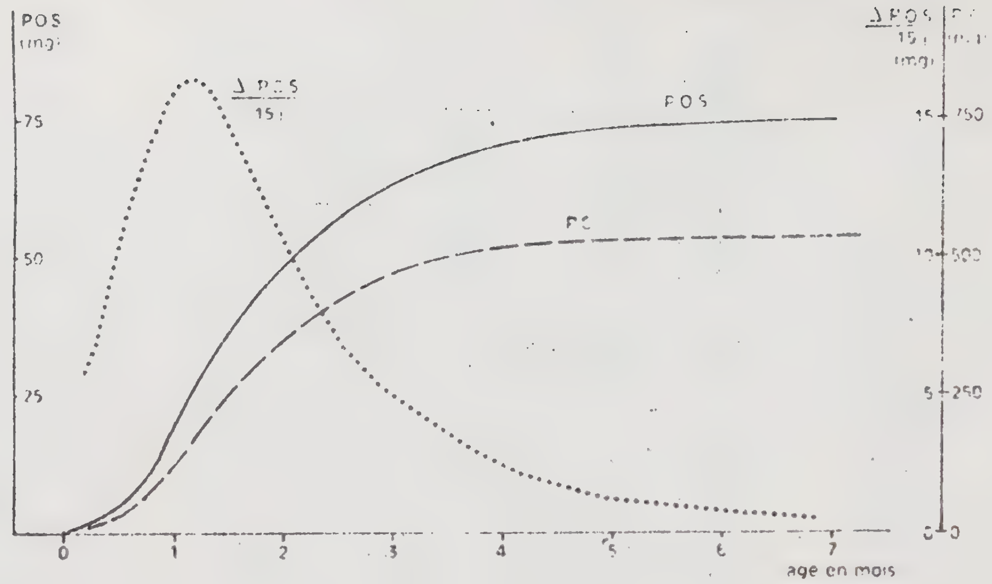


Fig. 23 - Bellamya unicolor (Baga Kawa) : croissance pondérale en poids organique sec (P.O.S.) et en poids de coquilles (P.C.) et accroissement relatif en poids organique sec par quinzaine (P.O.S./15 jours).

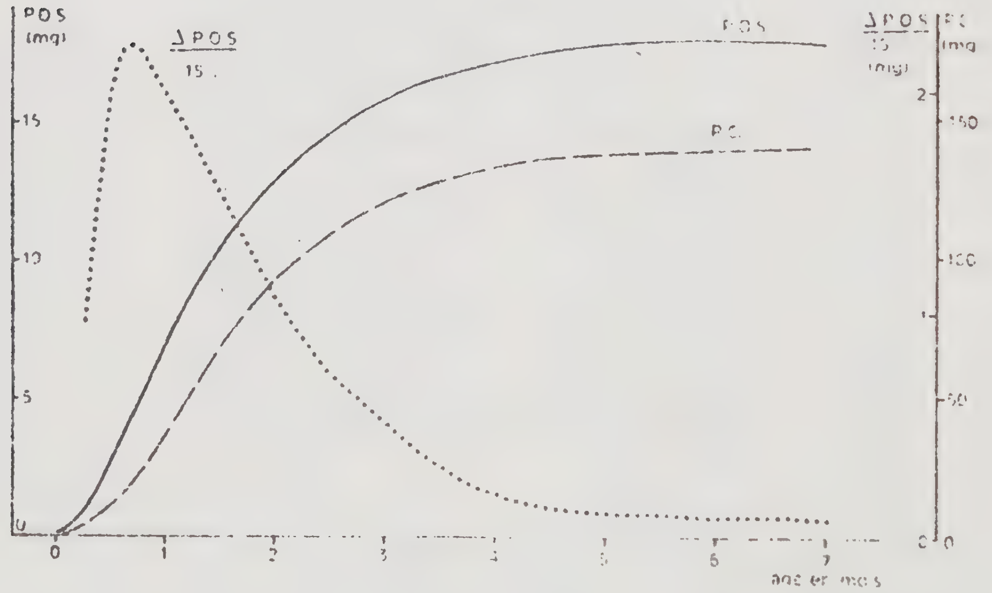


Fig. 24 - Cleopatra bulimoides (Baga Kawa) : croissance pondérale en poids organique sec (P.O.S.), en poids de coquilles (P.C.) et accroissement relatif en poids organique sec par quinzaine (P.O.S./15 jours).

superficiellement, alors que POS et PC ont été obtenus après séparation de la coquille et des parties molles, et passage à l'étuve à 60° sous vide pendant 48 heures.

Les relations allométriques entre la taille et les différents poids considérés (tabl. I) ne sont strictement valables que dans la gamme des tailles mesurées. Elles ont cependant été extrapolées aux tailles plus petites dans les calculs ultérieurs. Les relations allométriques ont également été établies pour une même espèce entre les divers poids utilisés (tabl. II). On notera en particulier entre POS et PC que le coefficient b est inférieur à 1, ce qui signifie que PC augmente plus vite que POS au cours de la croissance.

Connaissant les courbes de croissance en taille et les relations taille-poids, on peut établir les courbes de croissance pondérale pour les différentes espèces et dans les différentes stations. Ces courbes de croissance pondérale (fig. 23 à 26 par exemple) peuvent être complétées par les courbes d'accroissement en poids par unité de temps ($\frac{\Delta W}{\Delta t}$). Ces dernières dépendent de la vitesse de croissance de l'espèce en cause. Dans le cas présent, on constate une certaine similitude dans l'allure des courbes d'accroissement en poids par quinzaine chez <u>Bellamya</u> et <u>Cleopatra</u>, avec un maximum durant le premier mois, et une diminution rapide par la suite. L'allure est un peu semblable chez <u>Melania</u> mais le maximum est entre 2 et 3 mois, et la diminution de $\frac{\Delta W}{\Delta t}$ en fonction de l'âge est beaucoup plus lente que chez les espèces précédentes. Enfin chez <u>Corbicula</u>, la courbe d'accroissement en poids par quinzaine ne présente pas de maximum bien marqué et la décroissance est très lente.

3 - CONCLUSIONS

Si l'on tient compte de la croissance et des histogrammes de structure de taille des populations naturelles, on peut grossièrement distinguer deux groupes parmi les principales espèces de mollusquesbenthiques du lac Tchad :

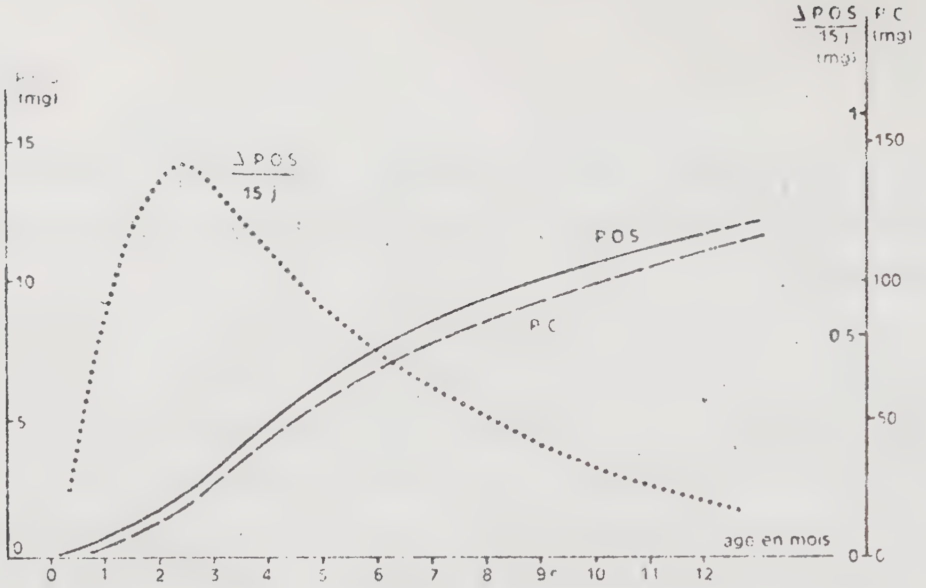


Fig. 25 – Melania tuberculata (Baga Kawa) : croissance pondérale en poids organique sec (P.O.S.), en poids de coquilles (P.C.) et accroissement relatif en poids organique sec par quinzaine (P.O.S./15 jours).

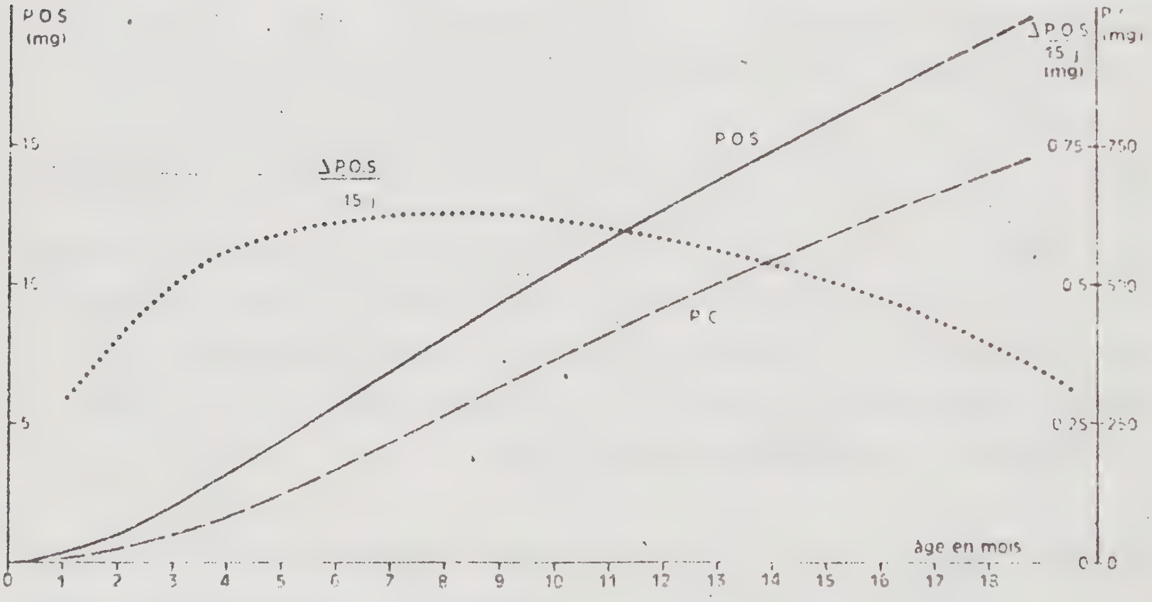


Fig. 26 – Corbicula africana (Baga Kawa) : croissance pondérale en poids organique sec (P.O.S.), en poids de coquilles (P.C.) et accroissement relatif en poids organique sec par quinzaine (P.O.S./15 jours).

- le groupe <u>Bellamya-Cleopatra</u>

Durant les trois premiers mois de leur vie, ces espèces ont une croissance très rapide au terme de laquelle intervient la première reproduction (vers 17-18 mm pour les *Bellamya*). La croissance est ensuite très ralentie et la taille maximale des individus les plus âgés n'est que légèrement supérieure à la taille à la première reproduction. Dans aucune des populations naturelles de ces trois espèces, on n'a rencontré d'individus de taille supérieure à 23 mm pour les *Bellamya* et 14 mm pour les *Cleopatra*. Néanmoins, la taille maximale moyenne peut varier selon les stations et elle est par exemple à Baga Kawa, supérieure à celle de Bol pour les *Cleopatra*. L'allure de la croissance est cependant la même.

- le groupe *Melania-Corbicula*

Chez ces deux espèces, la première reproduction et la mort ont lieu bien avant que l'animal ait atteint sa taille maximale potentielle. Tous les individus qui constituent la population sont donc en cours de croissance. Il faut qu'interviennent des conditions de milieu particulières pour que l'on puisse observer des individus de taille plus grande que celles habituellement rencontrées dans le lac. Ces tailles plus grandes ne sont pas le résultat d'une différnce dans la croissance mais celui d'une prolongation de la longévité des animaux et de la poursuite de la croissance (voir fig. 18 par exemple). On peut rattacher les *Caelatura* à ce groupe bien que pour cette espèce, les conditions de milieu interviennent beaucoup sur la vitesse de croissance (LEVEQUE, 1971).

Sur le plan de la production, il existe des différences fondamentales entre les deux groupes d'espèces ci-dessus. Dans le groupe *Bellamya-Cleopatra*, la production due à la croissance en poids, est très élevée chez les jeunes individus et peu importante chez les adultes. Au contraire, dans le groupe *Melania-Corbicula*, la production due à la croissance a lieu durant toute la vie des individus et quelle que soit leur taille.

C - PRODUCTION

Les termes production et productivité ont été employés dans des sens parfois très différents par les auteurs. DAVIS (1963) et DUSSART (1966) ont passé en revue les différentes utilisations de ces termes. Par souci d'uniformisation, on retiendra ici la définition adoptée dans les publications effectuées sous l'égide du P.B.I. (PETRUSEWICZ, 1967 ; PETRUSEWICZ et MACFADYEN, 1970) : la production (IVLEV, 1945 et 1966) est la quantité de matière produite par une population durant un intervalle de temps donné, y compris ce qui a été élaboré par les individus qui sont morts à la fin de ce temps. Pris dans ce sens, le terme production équivaut à la production nette des anglo-saxons. La productivité est un concept plus général, couvrant tous les aspects de la vitesse de génération de la matière (ou de l'énergie) par les processus de production.

On pourra parler également de taux de production, qui est la quantité de matière produite par unité de temps, pour l'ensemble du stock étudié. Il peut s'exprimer par le rapport $P/\bar{B}$ des soviétiques qui est le rapport de la production d'une population pendant un temps déterminé à la biomasse moyenne de la population durant ce même intervalle de temps. WINBERG (1971) a discuté de l'utilisation de ce coefficient qui n'a une signification précise que pour les populations dont la structure en âge et la biomasse restent constantes. Ce n'est pas souvent le cas pour les populations naturelles, où $P/\bar{B}$ représente alors une valeur moyenne qui n'est valable que pour la période étudiée. En pratique, le rapport $P/\bar{B}$ est souvent calculé pour un an et garde ainsi une valeur plus générale permettant des comparaisons ultérieures.

Lorsqu'on parle de production, il faut généralement distinguer la production due à la croissance (P_g) et la production due à la reproduction (P_r). Dans le cas d'organismes comme les mollusques, on doit encore séparer la production de la coquille de la production de matière organique, l'une et l'autre n'ayant pas toujours le même taux en fonction de l'âge des individus ou de la structure démographique de la population. Pour être

complet, il faudrait également tenir compte chez certaines espèces de mollusques, de l'émission de mucus qui constitue une partie de la production de ces organismes.

Ces différents éléments de la production, et en particulier l'émission de mucus ne sont pas tous également accessibles. Dans le travail qui suit, et pour les espèces de mollusques benthiques qui constituent l'essentiel de la biomasse en mollusques du lac Tchad, la production due à la croissance en poids a été calculée dans les localités où avaient été effectuées les études de croissance et de dynamique des peuplements. Il n'a pas été tenu compte de la production éventuelle de mucus et dans les populations naturelles, la production due à la reproduction a été considérée comme négligeable en raison du fait que beaucoup d'espèces ont une reproduction plus ou moins continue et que le poids des produits sexuels est compris dans le poids moyen des individus adultes.

1 - METHODES D'ESTIMATION DE LA PRODUCTION

La production d'un animal isolé est facile à calculer. Elle correspond au gain en poids de l'animal durant une période de temps déterminée, plus éventuellement le poids des produits sexuels émis durant cet intervalle de temps. La production d'une population est un phénomène plus complexe qui fait intervenir non seulement la croissance des individus mais également la mortalité et la natalité qui peuvent se produire simultanément.

Lorsqu'on veut estimer la production d'une population, les méthodes à employer dépendront essentiellement de la structure de cette population. On distingue grossièrement trois types de structures :

- la population entière a le même âge et tous les individus sont nés dans une période de temps relativement courte. On a alors affaire à une cohorte. C'est la situation la plus simple et la croissance peut être obtenue directement par des prélèvements successifs.

- il y a plusieurs générations dans la population, mais on peut distinguer facilement les générations. Chacune pourra alors être traitée comme une cohorte.

- la reproduction est plus ou moins continue et on ne peut pas distinguer les cohortes. C'est la situation la plus complexe. Quand on ne peut déterminer l'âge des individus, constituant la population, la croissance doit être obtenue par des artifices : marquages, élevages in situ ou au laboratoire, etc...

C'est cette dernière situation que l'on rencontre dans toutes les populations naturelles de mollusques benthiques du lac Tchad, à l'intérieur desquelles il est impossible de distinguer des cohortes. Chez les Prosobranches, en effet, la reproduction est plus ou moins continue, et les Lamellibranches ont une période de reproduction très étalée dans le temps.

Si les méthodes de calcul de la reproduction sont connues et éprouvées dans le cas de populations à structure simple (cohortes), il n'en est pas de même pour les populations à reproduction plus ou moins continue. Une méthode de calcul a été proposée ici pour les populations à structure complexe. Elle dérive de la méthode du taux instantané de croissance en poids et de la méthode dite de Bojsen Jensen utilisées pour les cohortes. Avant d'être appliquée aux populations naturelles, la méthode a été testée sur des cohortes maintenues en élevage expérimental et dont on pouvait calculer la production à l'aide des méthodes classiques.

1.1 Présentation des méthodes utilisées

- Cas des cohortes

Deux méthodes classiques de calcul de la production dans le cas des cohortes ont été retenues ici.

a) Méthode de Bojsen Jensen

Cette méthode qui est l'une des plus anciennes et des plus simples, peut se traduire par la formule :

$$P_g = N_2 (\bar{W}_2 - \bar{W}_1) + (N_1 - N_2) \left(\frac{\bar{W}_2 - \bar{W}_1}{2}\right)$$

où N_1 et $\bar{W}_1$ sont respectivement le nombre d'individus et le poids moyen d'un individu au temps t_1, et N_2 et $\bar{W}_2$ les mêmes paramètres au temps $t_2 > t_1$. Le premier terme de l'équation représente l'accroissement en poids durant le temps $t_2 - t_1$ des N_2 individus survivants. Le deuxième terme représente l'accroissement en poids des individus disparus en supposant que la mortalité et la croissance sont linéaires entre t_1 et t_2. Plus le nombre d'observations est élevé et plus l'évaluation de la production sera précise. Si l'on calcule la production sur plusieurs périodes successives, on pourra faire la somme :

$$P_g = \sum_{i=1}^{i=n} P_{gi},$$ où n est le nombre de périodes i pour lesquelles la production a été calculée.

Cette méthode, sous différentes présentations, a été utilisée pour une grande variété d'organismes par divers auteurs : BORUCKIJ (1939), KUZNECOV (1948), GREZE (1951), SANDERS (1956), SMALLEY (1960), CRISP (1962), SAITO (1965 et 1970), KAJAK (1967), MASSE (1968), LAVELLE (1971), etc... Une variante graphique est connue sous le nom de courbe d'Allen (ALLEN, 1951), NEES et DUDGALE (1959), RICKER (1968).

b) Taux instantané de croissance et de mortalité

Si l'on estime que croissance et mortalité ne sont pas linéaires mais exponentielles durant l'intervalle entre deux prélèvements, on peut alors calculer (BRODY, 1945 ; RICKER, 1968 ; PETRUSEWICZ et MACFODYEN, 1970)

un taux instantané de croissance en poids (g) d'un individu et un taux instantané de mortalité (z) lour la cohorte considérée :

$$g = \frac{\log_e \bar{W}_2 - \log_e \bar{W}_1}{t} \quad \text{et} \quad z = \frac{\log_e N_1 - \log_e N_2}{t}$$

où t représente l'intervalle de temps entre les deux observations (exprimé en heures, jours, mois, etc...). Si l'on prend t comme unité de temps, on a alors :

$$g = \log_e \left(\frac{\bar{W}_2}{\bar{W}_1}\right) \quad \text{et} \quad z = \log_e \left(\frac{N_1}{N_2}\right)$$

La différence (g - z) représente le taux d'accroissement net de la biomasse durant le temps t (de B_1 à B_2). Il peut être positif ou négatif. La production est alors obtenue par la formule $P = g.\bar{B}$ où $\bar{B}$ représente la biomasse moyenne entre les deux prélèvements et peut être calculée par la formule :

$$\bar{B} = \frac{B_1 \left(e^{(g-z)} - 1\right)}{g - z} \quad \text{si g z}$$

$$\bar{B} = \frac{B_1 \left(1 - e^{-(z-g)}\right)}{-(z - g)} \quad \text{si g z}$$

En pratique, les relations précédentes sont d'autant mieux vérifiées que t est plus court par rapport au cycle biologique de l'animal étudié.

- Cas des populations à structure complexe

Dans la méthode utilisée ici, au lieu de calculer le taux instantané de croissance pondérale (g) pour un individu, on calcule un taux instantané de croissance pondérale (G) pour l'ensemble de la population.

Pour utiliser cette méthode, il est nécessaire de connaître la croissance pondérale moyenne de l'espèce étudiée, et la structure en taille de la population lors de chaque prélèvement.

Si l'on appelle $\bar{w}_i$, le poids moyen d'un individu appartenant à la classe de taille i, et N_i, le nombre d'individus de cette classe, on aura pour chaque prélèvement (j) :

$$Bj = \sum_{i=1}^{i=n} N_i \bar{w}_i$$ où n est le nombre de classes de taille et Bj la

biomasse de l'espèce étudiée (par unité de surface ou pour l'ensemble du stock) lors du prélèvement j, Dans le cas présent, Bj est calculée pour une même surface d'échantillonnage afin d'avoir des résultats comparables.

Pour calculer la production, on part de l'hypothèse que Bj, au temps t représente la biomasse moyenne en l'absence de mortalité et de recrutement entre la biomasse B'j qu'avait cette population au temps t - 1 et la biomasse B"j qu'aura cette population au temps t + 1. On peut ainsi calculer, pour la population considérée et lors de chaque prélèvement, un taux instantané de croissance pondérale (G) tel que :

$$Gj = \frac{\log_e B''_j - \log_e B'_j}{(t+1) - (t-1)}$$

Pour déterminer B'j et B"j on utilise la courbe de croissance pondérale de l'espèce. Connaissant $\bar{w}_i$, le poids moyen d'un individu de la classe i au temps t, on peut en effet déterminer par le calcul ou graphiquement quel était le poids $\bar{w}'_i$ de cet individu au temps t - 1 et quel sera le poids $\bar{w}''_i$ de cet individu au temps t + 1. Pour l'ensemble des classes de taille de la population on a alors :

$$B'_j = \sum_{i=1}^{i=n} N_i \bar{w}'_i \quad \text{et} \quad B''_j = \sum_{i=1}^{i=n} N_i \bar{w}''_i$$

En théorie, les intervalles t - 1 et t + 1 doivent être les plus courts possibles. Si l'on calcule un G journalier par exemple (c'est à dire sur 24 heures), t - 1 et t + 1 devraient être chacun de 12 heures. Dans la pratique cependant on peut utiliser des intervalles plus grands, en particulier si $\bar{w}'_i$ et $\bar{w}''_i$ sont déterminés graphiquement. Le choix de leur durée dépendra alors de la vitesse de croissance et du cycle biologique des espèces. C'est ainsi que des périodes de 8 à 15 jours ont été utilisées pour les mollusques étudiés ici et dont la longévité est égale ou supérieure à 1 an. Pour chaque prélèvement j, on peut calculer Gj, et si t est exprimé en jours par exemple, la production journalière de la population (P_{gj}) au moment du prélèvement sera :

$$P_{gj} = G_j . B_j$$

Connaissant la production journalière lors de deux prélèvements successifs on fait alors l'hypothèse que cette productioh journalière varie de façon linéaire entre les deux prélèvements. Ceci implique, comme dans la méthode de Bojsen-Jensen, que mortalité, croissance et recrutement varient également de façon linéaire dans cet intervalle de temps. Dans ce cas, si P_1 et P_2 sont respectivement la production journalière par unité de surface aux temps t_1 et t_2 de la population considérée, on doit avoir

$$P_{g12} = \left(\frac{P_1 + P_2}{2}\right)(t_2 - t_1)$$ où P_{g12} représente la production

due à la croissance en poids entre les temps t_1 et t_2.

On aura donc pour toute le durée de l'étude une production P_g par unité de surface telle que

$$P_g = \left(\frac{P_1 + P_2}{2}\right)(t_2 - t_1) + \left(\frac{P_2 + P_3}{2}\right)(t_3 - t_2) + \left(\frac{P_3 + P_4}{2}\right)(t_4 + t_3) + ..$$

soit $P_g = \sum_{j=1}^{j=n} \frac{P_j + P_{j+1}}{2} (t_{j+1} - t_j)$ où $t_{j+1} - t_j$ représente l'intervalle de temps entre les prélèvements j et j+1.

Remarques générales sur l'utilisation des méthodes

Quelle que soit la méthode utilisée, on obtiendra une estimation de la production d'autant meilleure que les observations et les prélèvements seront plus rapprochés dans le temps. Il est évident que la fréquence des prélèvements dépendra de la vitesse du cycle biologique des espèces. Plus celui-ci est court, et plus les observations doivent être rapprochées. Pour les mollusques étudiés ici et qui vivent en moyenne plus d'un an, les prélèvements ont été effectués à des intervalles de 1 mois à 1 mois ½ selon les possibilités matérielles.

1.2 Etude expérimentale de la production et comparaison des méthodes

On peut difficilement extrapoler au milieu naturel les résultats obtenus dans des élevages expérimentaux. Cependant, avant d'employer la méthode de calcul proposée ici pour les populations à structure complexe, il a paru indispensable de la tester au préalable et de prouver sa validité en comparant les résultats obtenus par cette méthode aux résultats que fournissent des méthodes plus éprouvées. Cette comparaison a été faite dans un premier temps sur des cohortes de Corbicula et de Bellamya en élevages in situ, et dans un second temps sur des populations de Bellamya élevées in situ également et dans lesquelles toutes les tailles étaient représentées.

- Production de trois cohortes de Corbicula en élevage

Trois cohortes de Corbicula ont été suivies en élevage in situ pendant neuf mois dans le delta du Chari. Les caisses d'élevages utilisées étaient ouvertes à leur partie supérieure de manière à se rapprocher le plus possible des conditions naturelles et à permettre une prédation éventuelle des populations expérimentales.

TABLEAU III - Estimation de la production en poids organique sec (P.O.S.) d'une cohorte de <u>Corbicula africana</u> en élevage au delta du Chari à l'aide de trois méthodes de calcul : Bojsen Jensen, taux instantané individuel de croissance et de mortalité (g et z) et taux instantané de croissance de la population (G).

Méthodes			Bojsen Jensen				Taux instantané individuel de croissance (g) et de mortalité				G		
Date	nb. d'ind.	P.O.S. moyen (mg)	B' (mg)	$N_1 - N_2$	$W_2 - W_1$ (mg)	P_g (mg)	g	z	$\bar{B}$ (mg)	P_g (mg)	G/j	P_g/j (mg)	P_g (mg)
02-05-68	200	00,96	192								0,0285	5,5	
						210	0,806	0,274	253	204			205
08-06-68	152	02,15	328	48	1,19						0,0170	5,6	
						213	0,522	0,097	407	213			157
06-07-68	138	03,62	500	14	1,47						0,0112	5,6	
						126	0,254	0,292	490	124			206
17-08-68	103	04,67	481	35	1,05						0,0087	4,2	
						061	0,129	0,169	471	061			115
17-09-68	087	05,31	462	16	0,64						0,0076	3,5	
						099	0,222	0,323	438	097			078
13-10-68	063	06,63	418	24	1,32						0,0060	2,5	
						075	0,193	0,339	389	075			078
19-11-68	044	08,04	354	19	1,41						0,0048	1,7	
						040	0,115	0,146	349	040			042
16-12-68	038	09,02	343	06	0,98						0,0042	1,4	
						076	0,210	0,083	365	077			070
06-02-69	035	11,11	389	03	2,09						0,0034	1,3	
Total						900				891			951

Pour chacune des cohortes, on connaissait la structure en taille (de mm en mm) lors des observations successives et l'on pouvait ainsi calculer le poids moyen des individus grâce aux relations taille-poids. Connaissant d'autre part le nombre d'individus survivants au cours de chaque observation, il a été possible d'utiliser les méthodes de Bojsen Jensen et du taux instantané de croissance pondérale d'un individu pour calculer la production due à l'accroissement en poids de chacune des cohortes (tabl.III).

Ces élevages ont également servi, en utilisant l'équation de Von Bertalanfy (LEVEQUE, 1971), à calculer une courbe de croissance théorique en taille à partir de laquelle on peut obtenir la courbe théorique de croissance pondérale. En utilisant les structures en taille et la courbe de croissance en poids, on peut calculer G_j selon la méthode proposée au chapitre précédent et par conséquent la production de chacune des cohortes pour la durée de l'étude (tabl. III et IV).

Tableau IV - Corbicula africana

Estimation de la production (en P.O.S. et en P.C.) de trois cohortes de Corbicula africana en élevage expérimental au delta du Chari, et comparaison des résultats obtenus à l'aide de trois méthodes : Bojsen Jensen, taux instantané individuel de croissance et de mortalité (g) et taux instatané de croissance pondérale de la population (G).

	Cohortes / Méthodes	1		2		3	
		P_g	$P/\overline{B}$	P_g	$P/\overline{B}$	P_g	$P/\overline{B}$
P.O.S. (mg)	Bojsen-Jensen	900	2,3	972	1,8	1289	1,8
	g	891	2,3	965	1,8	1276	1,7
	G	951	2,5	1136	2,1	1353	1,8
P.C. (g)	Bojsen-Jensen	30,9	2,5	34,0	2,0	45,6	1,9
	G	30,5	2,5				

TABLEAU V – Calcul de la production d'une cohorte de <u>Bellamya unicolor</u> en élevage expérimental à Bol à l'aide de trois méthodes d'estimation : Bojsen-Jensen, taux instantané de croissance pondérale d'un individu (g) et taux instantané de croissance pondérale de la population (G).

Les résultats sont exprimés en poids frais, coquilles comprises.

Méthodes	Bojsen-Jensen				g				G		
date	nb. d'ind.	P.F. moyen (mg)	B (g)	P_g (g)	g	z	$\bar{B}$ (g)	P_g (g)	G/j	P/j (mg)	P_g (g)
15-03-68	76	0045	03,42						0,15450	0528	
					2,346	0,054	13,25	31,10			34,3
27-04-68	72	0470	33,84	31,45					0,03155	1068	
					0,796	0,028	50,72	40,40			35,8
16-06-68	70	1042	79,94	40,61					0,00765	558	
					0,099	0,044	79,27	7,80			10,5
08-07-68	67	1151	77,12	7,47					0,00250	193	
					0,042	0,046	77,05	3,20			5,2
13-08-68	64	1203	77,00	3,40					0,00125	96	
					0,029	0,170	72,30	2,10			1,8
08-09-68	54	1236	66,74	1,95					0,00065	43	
					0,007	0,251	59,60	0,40			1,0
09-10-68	42	1243	52,21	0,34					0,00040	21	
					0,005	0,241	46,60	0,20			0,6
21-11-68	33	1250	41,25	0,26					0,00025	10	
					0,007	0,095	39,50	0,30			0,5
18-12-68	30	1259	37,77	0,28					0,00015	5,7	
					0,034	0,183	35,15	1,19			0,2
13-02-69	25	1305	32,62	1,26					0,00010	3,3	
					0,025	0,82)	22,38	0,56			
03-04-69	11	1336	14,70	0,56					0,00065	0,7	
					0,001	0,318	12,60	0,01			
24-04-69	8	1338	10,70	0,02					–	–	
Total				87,60				87,26			89,9

Les valeurs de la production obtenues par cette méthode sont un peu plus élevées que celles obtenues avec les autres méthodes, mais restent cependant très comparables.

On peut remarquer que les valeurs de la production ne sont pas toujours identiques pour un même intervalle entre deux observations (tabl. III) selon que l'on utilise les méthodes classiques pour les cohortes ou la méthode proposée précédemment. Ces différences proviennent essentiellement du fait que la courbe théorique de croissance est une courbe moyenne et lisse, alors que la courbe observée est irrégulière, avec des fluctuations de part et d'autre de la courbe moyenne, qui peuvent être la conséquence à la fois des erreurs éventuelles lors des mensurations sur le terrain et du calcul du poids moyen à partir de la structure en taille de la cohorte. Il ne faut pas oublier également que les courbes de croissance réelle peuvent également être irrégulières.

- Production d'une cohorte de Bellamya en élevage

Une cohorte de Bellamya dont la croissance est plus rapide que celle de Corbicula a été suivie en élevage à Bol. La reproduction ayant lieu toute l'année chez cette espèce, les jeunes individus étaient ôtés des élevages à chaque observation.

Les valeurs de la production calculée en poids frais (coquilles comprises) (tabl. V) sont sensiblement les mêmes quelles que soient les méthodes utilisées.

De même, la production en poids sec du corps, est de 6,14 g par la méthode de Bojsen-Jensen, et de 0,06 g par la méthode du taux instantané de croissance pondérale de la population.

- Production de deux populations de Bellamya en élevage

Deux élevages expérimentaux ont été réalisés à Bol avec des Bellamya. A l'origine, des individus adultes ont été introduits dans les caisses d'élevage, et au cours des observations ultérieures, l'ensemble des

individus vivants, jeunes et adultes étaient mesurés et remis en élevage, alors que les coquilles mortes étaient mesurées et ôtées des caisses. Le cycle de la naissance à la reproduction étant d'environ trois mois, les populations expérimentales ont rapidement comporté des mollusques de toutes tailles, situation que l'on rencontre habituellement dans la nature.

La croissance a pu être mesurée grâce à des individus marqués. Elle s'est avérer rapidement plus lente que dans les élevages de cohortes, en raison principalement de l'accroissement rapide de la densité du peuplement et de la compétition alimentaire qui en résultait. Une courbe moyenne a été utilisée pour les calculs.

Dans de tels élevages on peut calculer directement la production entre deux observations car les caisses étaient closes par un couvercle en grillage moustiquaire empêchant l'émigration ou l'immigration. Soit en effet B_1 la biomasse des individus vivants au temps t_1, et B_2 cette biomasse au temps t_2 correspondant à l'observation suivante, la différence $B_2 - B_1$ est l'accroissement en poids ΔB de la population dans l'intervalle $t_2 - t_1$. D'autre part on peut calculer la biomasse $\Delta B'$ représentée par les coquilles mortes et qui correspond à la fois aux jeunes nés et décédés dans l'intervalle $t_2 - t_1$ et aux individus présents au temps t_1 qui ont grossi et sont morts avant t_2. La somme $\Delta B + \Delta B'$ représente la production de la population telle qu'elle a été définie par IVLEV (1945).

La production réelle dans les élevages a été calculée de cette façon pour la durée de l'expérience (tabl. VI).

Connaissant la structure en taille de la population lors de chaque observation, et la croissance pondérale, on calcule la production à l'aide de la méthode du taux instantané de croissance pondérale de la population (G). Les résultats obtenus (tabl. VI) sont supérieurs d'environ 10 % aux résultats précédents. L'une des raisons de cette différence est probablement une mortalité plus importante parmi les stades jeunes (qui sont moins robustes) à la suite des diverses manipulations (tamisage des caisses d'élevage, stockage en aquarium au cours de la mensuration de chaque indi-

vidu) effectuées à chaque observation. Une autre raison peut être une mauvaise estimation de la courbe de croissance moyenne.

Tableau VI

Comparaison entre la production réellement observée de deux populations de Bellamya unicolor en élevage à Bol, et la production calculée par la méthode du taux instantané de croissance pondérale de la population (G). Les résultats sont exprimés en poids frais, coquilles comprises

	P_g réelle (en g)			P_g calculée (en g)		
	P	$\bar{B}$	P/$\bar{B}$	P	$\bar{B}$	P/$\bar{B}$
élevage 1	1253	307	4,1	1394	307	4,5
élevage 2	1787	388	4,6	2004	388	5,2

2 - RESULTATS

La production en poids sec du corps et la production en coquilles ont été calculées dans les stations de Bol, Baga Kawa et Samia pour lesquelles on possédait la structure en taille des populations au cours des prélèvements successifs. Afin de pouvoir comparer les résultats, et en vue d'extrapolations à l'ensemble du lac, on a également calculé à chaque fois le rapport P/ $\bar{B}$. La période d'étude étant d'un an dans la plupart des stations, on a donc directement le P/ $\bar{B}$ annuel de chaque espèce pour ces stations. Dans quelques cas cependant la période d'étude a été un peu plus courte et P/ $\bar{B}$ a été extrapolé à un an, alors qu'à Bol où les études ont duré plus de deux ans, on a traité séparément les années 1968 et 1969.

Les taux de production ainsi mis en évidence (tabl. VII) ne sont pas identiques pour une même espèce dans toutes les stations mais varient

TABLEAU VII - Biomasses moyennes, production (en poids sec du corps - P.O.S. - et en poids de coquilles - P.C.) et rapport P/ $\bar{B}$ pour les différentes espèces dans les stations étudiées.

Les valeurs de biomasse et de production sont données en g/m^2.

Espèce	Station	Période d'étude	Production en P.O.S.				Production en P.C.			
			$\bar{B}$ (g)	P (g)	P/$\bar{B}$	P/$\bar{B}$ par an	B (g)	P (g)	P/$\bar{B}$	P/$\bar{B}$ par an
Melania tuberculata	Samia 1	17/4/69 au 14/4/70	3,53	15,45	4,4	4,4	28,49	141,35	5,0	5,0
	Samia 2	17/4/69 au 14/4/70	0,67	1,99	3,0	3,0	5,63	17,56	3,1	3,1
	Baga Kawa 1	20/4/69 au 17/4/70	0,86	4,62	5,3	5,3	6,82	39,16	5,7	5,7
	Baga Kawa 3	7/7/69 au 17/4/70	1,53	5,56	3,6	4,8	12,27	63,66	3,9	5,2
Cleopatra bulimoides	Samia 1	17/4/69 au 14/4/70	3,57	7,01	2,0	2,0	27,48	64,68	2,3	2,3
	Samia 2	17/4/69 au 14/4/70	3,61	6,11	1,7	1,7	28,00	58,84	2,1	2,1
	Baga Kawa 1	20/4/69 au 17/4/70	3,60	8,33	2,5	2,5	26,34	78,62	3,0	3,0
	Baga Kawa 3	7/7/69 au 10/7/70	3,42	11,90	3,5	3,5	25,48	92,57	3,6	3,6
	Bol 2 1968	12/67 au 12/68	0,77	1,88	2,4	2,4	5,81	16,31	2,8	2,8
	1969	12/68 au 12/69	0,49	1,40	2,8	2,8	3,60	12,18	3,4	3,4
	Bol 3 1968	12/67 au 12/68	0,29	0,71	2,5	2,5	2,23	6,43	2,9	2,9
	1969	12/68 au 12/69	1,81	6,32	3,5	3,5	13,72	56,28	4,1	4,1

TABLEAU VII - (suite) Biomasses moyennes, production (en poids sec du corps - P.O.S. - et en poids de coquilles - P.C.) et rapport $P/\bar{B}$ pour les différentes espèces dans les stations étudiées.

Les valeurs de biomasse et de production sont données en g/m^2.

			Production en P.O.S.				Production en P.C.			
Espèce	Station	Période d'étude	$\bar{B}$ (g)	P (g)	$P/\bar{B}$	$P/\bar{B}$ par an	$\bar{B}$ (g)	P (g)	$P/\bar{B}$	$P/\bar{B}$ par an
Bellamya unicolor	Baga Kawa 2	5/6/59 au 17/4/70	2,82	13,64	4,8	5,5	18,02	95,30	5,3	6,0
	Baga Kawa 3	7/7/69 au 10/7/70	2,11	12,85	6,1	6,1	13,93	90,52	6,5	6,5
Corbicula africana	Samia 1	17/4/70 au 14/4/70	1,05	2,98	2,8	2,8	34,81	103,44	3	3
	Samia 2	17/4/70 au 14/4/70	0,46	1,11	2,4	2,4	16,10	42,26	2,6	2,6
	Baga Kawa 1	20/4/69 au 17/4/70	1,65	3,73	2,3	2,3	56,60	145,31	2,6	2,6
	Baga Kawa 2	5/6/69 au 17/4/70	3,70	9,16	2,5	2,9	121,36	317,82	2,6	3
	Baga Kawa 3	7/7/69 au 17/4/70	1,28	2,03	1,6	2,1	43,07	74,23	1,7	2,2
	Bol 3	12/67 au 12/68	1,30	3,58	2,8	2,8	46,29	141,82	3,1	3,1

cependant dans des limites assez étroites qui ne dépassent pas un rapport du simple au double. Ces différences entre stations sont évidemment le résultat des différences constatées dans la structure démographique et la dynamique des peuplements, mais également d'une certaine imprécision sur le calcul de la biomasse moyenne ($\bar{B}$) au cours de l'année, et par conséquent sur le calcul de $P/\bar{B}$.

On remarquera que $P/\bar{B}$ est élevé pour Melania et Bellamya qui sont respectivement les espèces dominantes en nombre et en biomasse sur l'ensemble du lac (LEVEQUE, 1972). Il est plus faible et du même ordre de grandeur chez les Cleopatra et les Corbicula.

D'autre part, le rapport $P/\bar{B}$ est plus élevé pour les coquilles que pour le poids sec du corps. Ce résultat est à rapprocher des relations allométriques du poids sec du corps en fonction du poids des coquilles, et dans lesquelles l'exposant lié au poids des coquilles est toujours inférieur à 1, ce qui signifie que le poids des coquilles augmente plus vite que le poids du corps.

3 - DISCUSSION

ZAIKA (1970) suggérait que le taux instantané de croissance pondérale de la population (G) était un excellent indice de comparaison de la productivité des populations. En effet, G dépend à la fois de la vitesse de croissance de l'espèce considérée et de la structure démographique de la population, mais il est indépendant de la taille du stock ou de la densité. Il sera d'autant plus élevé pour une même structure démographique que la croissance sera plus rapide. Inversement, pour une même vitesse de croissance, il dépendra de la structure en taille de la population et sera d'autant plus grand que la population sera plus jeune. En réalité, G est un $P/\bar{B}$ instantané puisque selon la formule de RICKER, $P = G.\bar{B}$. Si $P/\bar{B}$ est calculé sur un an, on pourra déterminer un G moyen journalier, en divisant $P/\bar{B}$ par 365, qui servira à comparer les espèces entre elles ou les populations d'une même espèce dans différents biotopes.

En calculant de cette manière un G journalier moyen pour diverses espèces de mollusques aquatiques à partir des résultats publiés par divers auteurs russes notamment, ZAIKA (1970) a montré l'existence d'une relation entre la longévité des espèces et le taux instantané moyen de croissance pondérale de leurs populations naturelles (fig. 27). Ces données ont été complétées par d'autres résultats et par nos propres observations (tabl.VIII) qui s'intègrent bien dans l'ensemble des résultats déjà obtenus.

Un tel type de relation suscite certaines critiques. En particulier, les méthodes utilisées pour calculer P/ $\bar{B}$ et G sont différentes selon les auteurs, et la longévité souvent difficile à apprécier exactement. On sait également que G peut varier selon les stations ou selon les années dans une même station. Il en résulte une certaine dispersion des points sur le graphique. Néanmoins, on constate une diminution de G avec l'augmentation de la longévité, et une tendance générale à un rangement des points dans l'intervalle des observations. Bien qu'il ne soit pas question pour l'instant de déduire une loi générale de l'ensemble de ces résultats, on ne peut manquer de souligner l'intérêt d'une telle relation dans le cas d'études rapides de populations naturelles de mollusques aquatiques. Si l'on connaît la longévité des espèces, on peut en effet avec une certaine marge d'erreur, connaître l'ordre de grandeur de G et par conséquent de la production.

La détermination du taux instantané de croissance pondérale de la population (G), dans chaque station et pour chacun des prélèvements, nécessite des calculs assez longs, et l'on peut se demander s'il n'existe pas de méthode plus rapide pour y parvenir. ZAIKA (1968) a montré empiriquement, sur des populations zooplanctoniques, qu'il existait une assez bonne relation du type $\log G = a \log \bar{W} + b$, entre G et le poids individuel moyen de la population ($\bar{W}$). On a donc recherché, à partir des résultats obtenus dans les différentes stations, si des relations de ce type existaient chez les mollusques étudiés ici. L'axe majeur réduit entre les valeurs de log G et log $\bar{W}$, a été calculé seulement pour les *Melania*, les *Cleopatra* et les *Corbicula* car les résultats concernant les *Bellamya* étaient trop peu nombreux

TABLEAU VIII - Taux instantané de croissance pondérale (G/j) des populations naturelles de quelques espèces de mollusques aquatiques, et longévité des individus. * : données recueillies par ZAIKA (1970)

N° sur la fig.	Espèces	G/j	longévité	Localité	Source
1	* Lacuna pallidula	0,030	$<$ 1 an	mer de Barentz	Kouznetsov (1948)
2	* Spisula elliptica	0,02	1 an	Plymouth	Ford (1925)
3	* Margarita helicina	0,02	20 mois	mer de Barentz	Kouznetsov (1948)
4	* Adacna vitrea	0,016	1 an	baie Jarnichnaia Caspienne	Ossadtchikh et Jablonskaia (1968)
5	Bellamya unicolor	0,0159	1 an	lac Tchad	Lévêque (1972)
6-7-8	Anisus vortex * Gyraulus albidus Valvata pulchella	0,01 à 0,02	1 an	barrage de Ribinsk	Tsikhon-Loukanina (1965)
9	Melania tuberculata	0,0120	1-2 ans	lac Tchad	Lévêque (1972)
10	* Rissoa splendida	0,0106	1 an	mer d'Azov	Maccaveeva (1959)
11	* Mytilaster lineatus	0,0095	3 ans	mer d'Azov	Vorobiev (1949)
12	* Margarita helicina	0,008	20 mois	mer de Barentz	Kouznetsov (1948)
13	Cleopatra bulimoides	0,0072	$>$ 1 an?	lac Tchad	Lévêque (1972)
14	Corbicula africana	0,0070	1-2 ans	lac Tchad	Lévêque (1972)
15	* Bythinia tentaculata	0,0049	2 ans	lacs de Bielorussie	Arabina (1968)
16	* Abra ovata	0,0049	3-4 ans	mer d'Azov	Grese (1967)
17	* Sphaerium corneum	0,004	2-3 ans	lacs de Bielorussie	Arabina (1968)
18	* Cardium edule	0,0041 à 0,0046	5 ans	mer d'Azov	Grese (1967)
19	* Acmaea digitalis	0,0036	6-8 ans	côte Pacifique USA	Frank (1965)

TABLEAU VIII - Taux instantané de croissance pondérale (G/j) des populations naturelles de quelques espèces de mollusques aquatiques, et longévité des individus. * : données recueillies par ZAIKA (1970)
(suite)

N° sur la fig.	Espèces	G/j	longévité	Localité	Source
20	* Mytilus galloprovincialis	0,0025	9 ans?	mer Noire	Ivanov (1965-1968)
21	* Dreissena polymorpha	0,00140	6 ans?		Kirpitchenko (1964)
22	Viviparus malleatus	0,00126	5 ans	lac des Castors	Stanczykowska et al (1971)
23	* Acmaea testudinalis	0,00110	6-7 ans	mer de Barentz	Matveeva (1955)
24	* Dreissena polymorpha	0,00104	9 ans	lac Taltowisko	Kajak
25	Viviparus malleatus	0,00098	5 ans	rivière des Outaonais	Stanczykowska et al (1971)
26	Anodonta piscinalis	0,00086	10 ans	Balta Crapina	Tudorancea et Florescu (1969)
27	Lampsilis radiata	0,00088	10 ans	lac des Deux Montagnes	Magnin et al (1971)
28	Unio tumidus	0,00070	13 ans	Crapina marsh	Tudorancea et Florescu (1968)
29	* Anodonta anatina	0,00054	10 ans	Tamise	Negus (1966)
30	Lampsilis radiata	0,00051	11 ans	lac Saint Louis	Magnin et al (1971)
31	Elliptio complanatus	0,00047	13 ans	lac des Deux Montagnes	Magnin et al (1971)
32	Elliptio dilatatus	0,00045	11 ans	lac des Deux Montagnes	Magnin et al (1971)
33	* Modiolius demissus	0,0003 à 0,0006	7-9 ans	Georgie	Kuenzler (1961)
34	Elliptio complanatus	0,00039	13 ans	lac Saint Louis	Magnin et al (1971)
35	Unio pictorum	0,00039	13 ans	Balta Crapina	Tudorancea et Florescu (1968)
36	* Unio pictorum	0,00038	13 ans	Tamise	Negus (1966)
37	* Unio tumidus	0,00035	11 ans	Tamise	Negus (1966)
38	Elliptio dilatatus	0,00025	13 ans	lac Saint Louis	Magnin et al (1971)

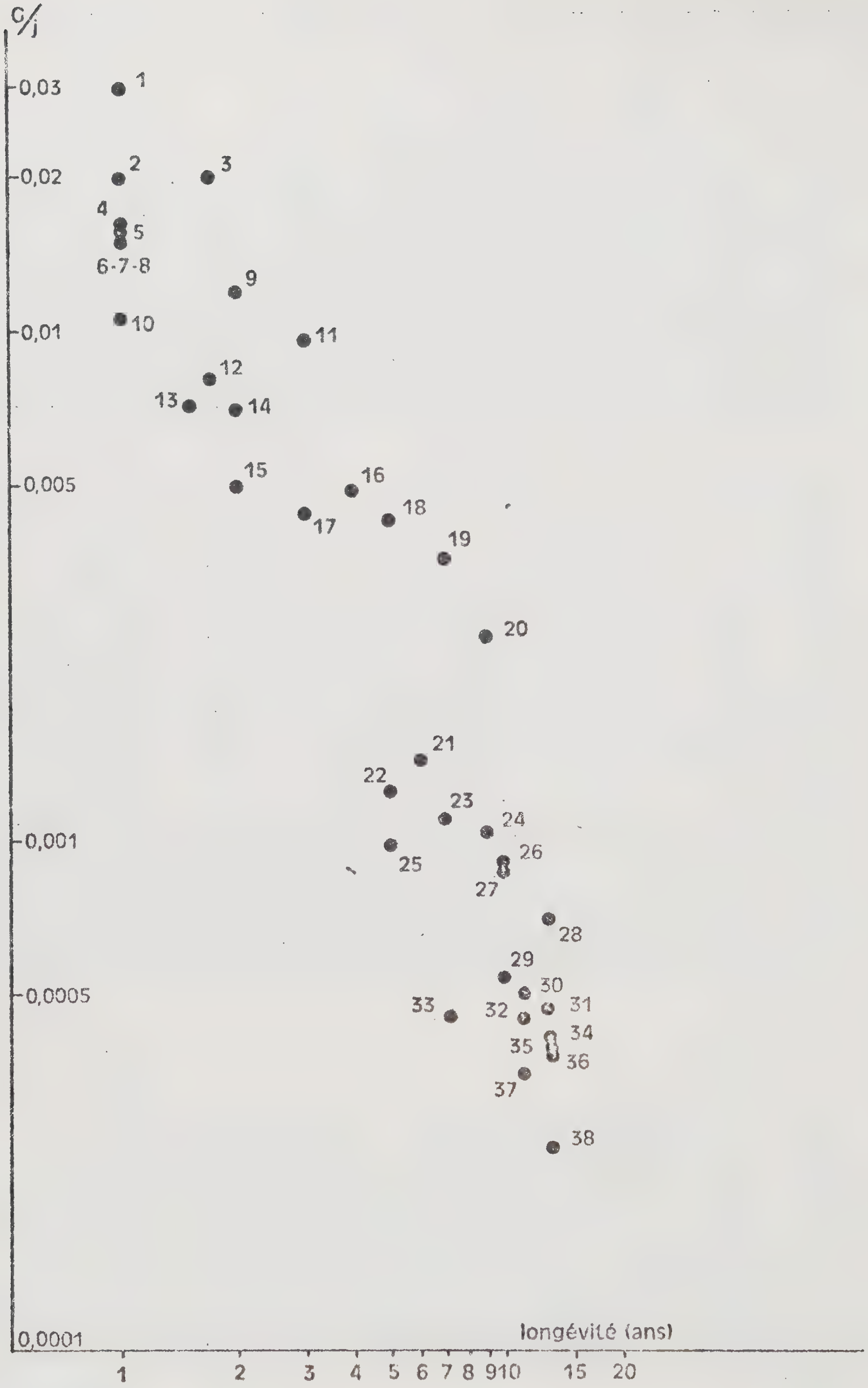
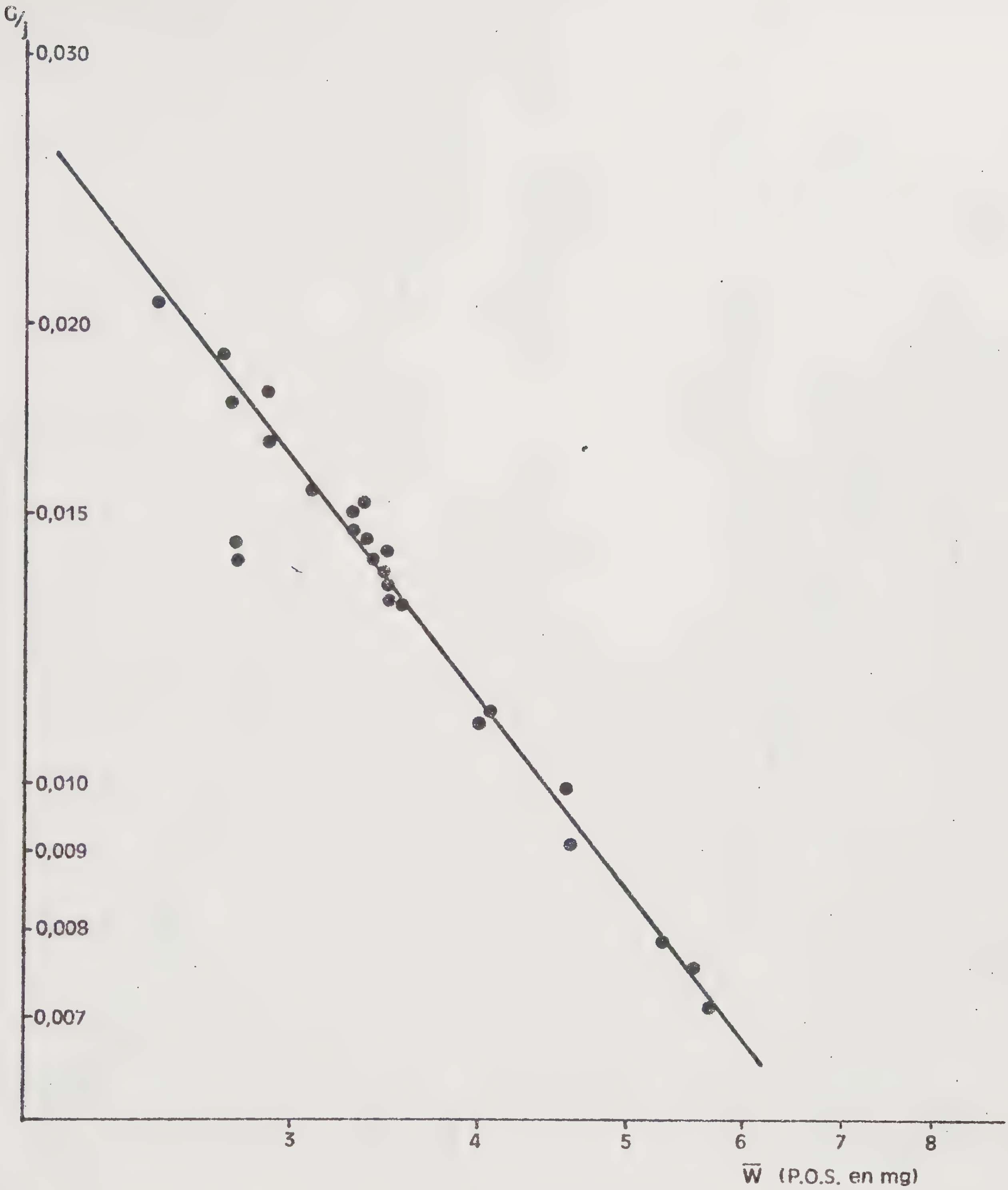


Fig. 27 - Relation entre le taux instantané de croissance pondérale (G/j) moyen des populations naturelles de diverses espèces et la longévité de ces espèces (voir tableau VIII).



28 - Melania tuberculata : relation entre le taux instantané de croissance pondérale des populations (G) et le poids moyen d'un individu de ces populations (W̄) exprimé en P.O.S). Résultats obtenus en saison chaude à Samia et à Baga Kawa.

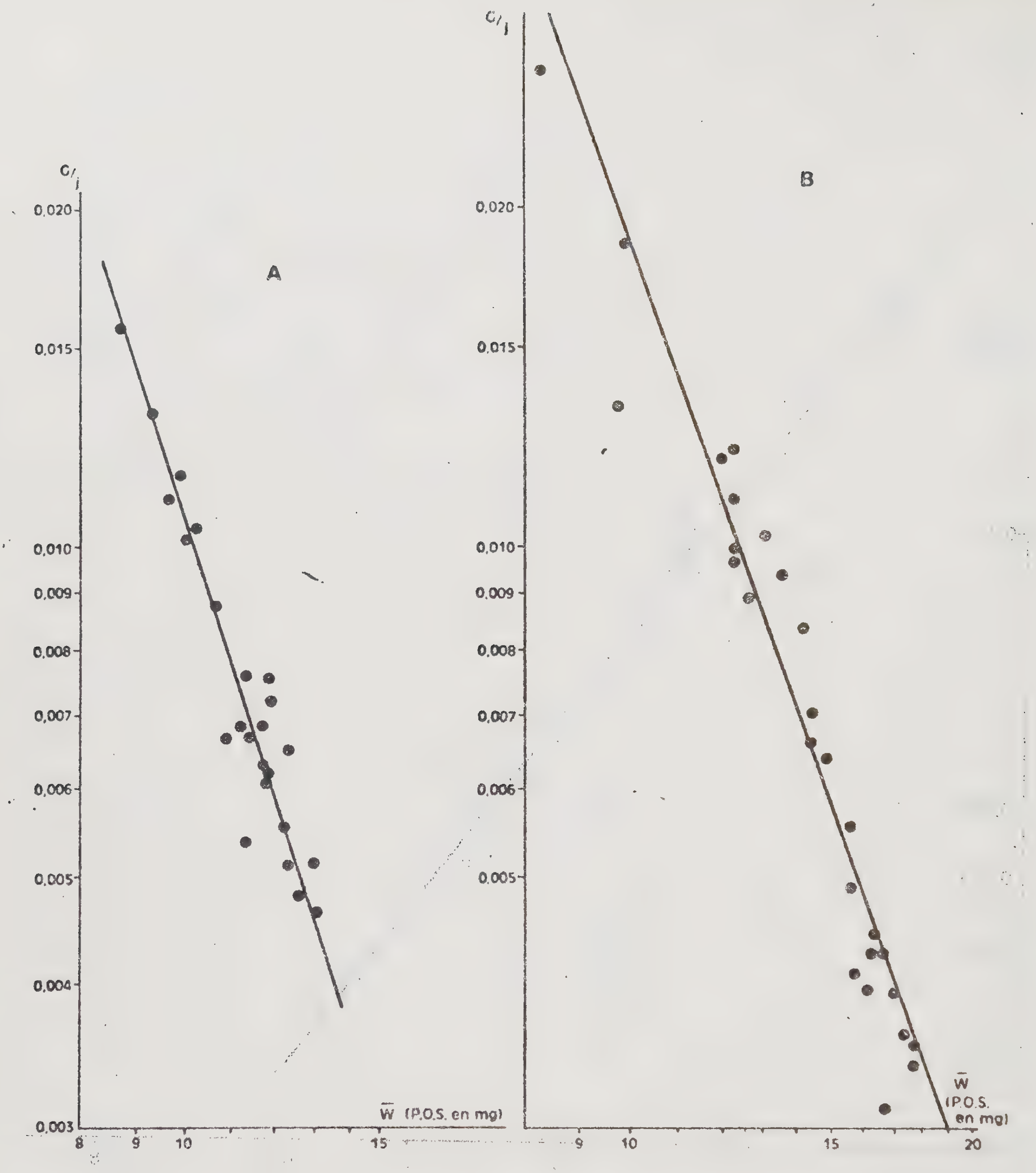


Fig. 29 - Cleopatra bulimoides : relation entre le taux inst ntané de croissance pondér le des populations (G) et le poids moyen d'un individu de ces populations ($\overline{W}$ exprimé en P.O.S.). Résultats obtenus en saison chaude. A- DOL, B- SA IA et BAGA KAWA.

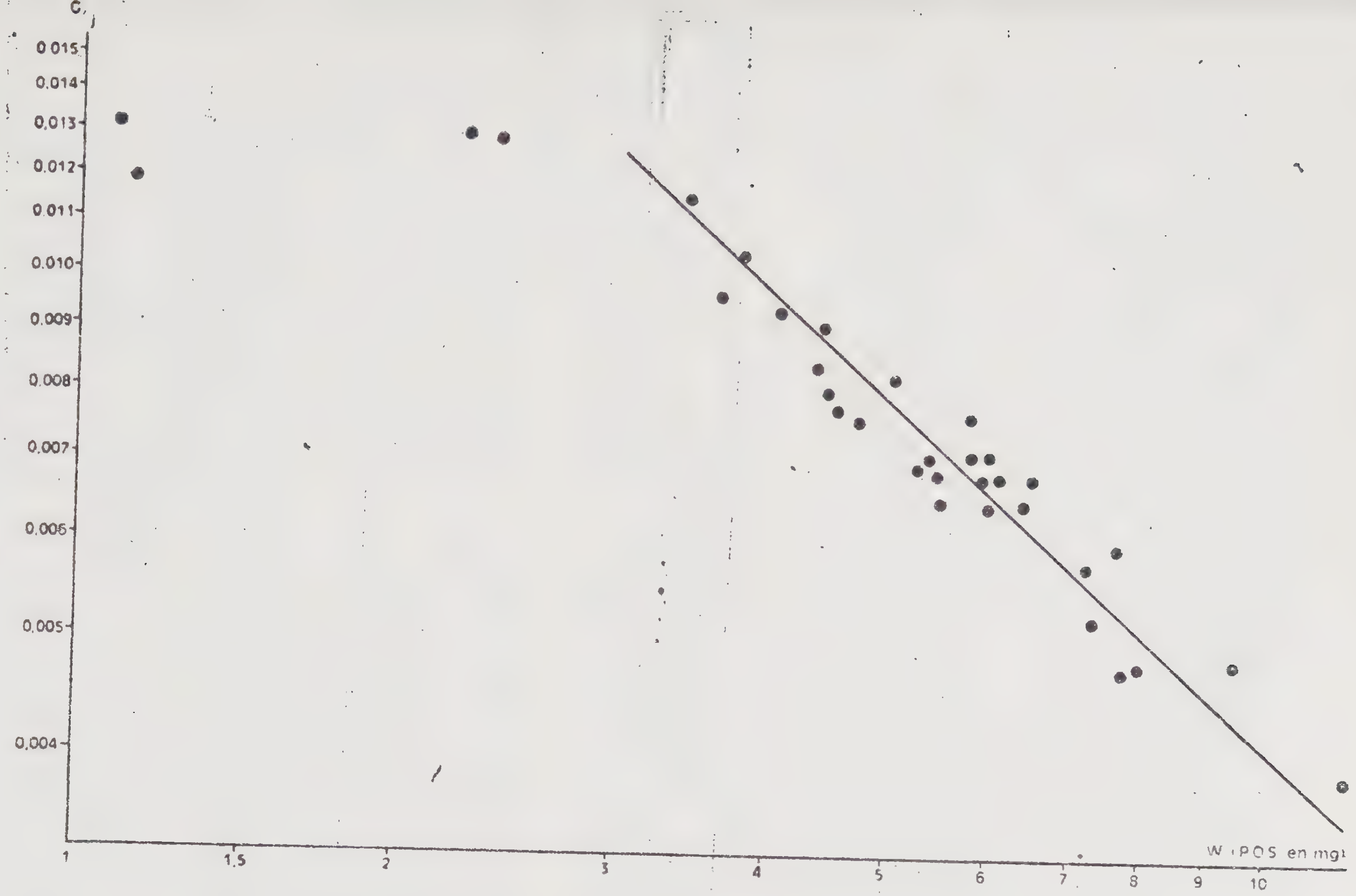


Fig. 30 – <u>Corbicula africana</u> : relation entre le taux instantané de croissance pondérale des populations (G) et le poids moyen d'un individu de ces populations ($\overline{W}$ exprimé en P.O.S.). Résultats obtenus en saison chaude à Samia et Baga Kawa.

(fig. 28, 29 et 30 et tabl. IX). Seules les valeurs de G pour la saison chaude ont été prises en considération chez les Prosobranches qui ont une croissance différente en hiver (LEVEQUE, 1971), et l'on a traité séparément les résultats obtenus à Bol où la croissance est plus lente qu'à Samia et à Baga Kawa.

Tableau IX

Relation entre le taux instantané de croissance pondérale d'une population (G) et le poids moyen d'un individu ($\overline{W}$) de cette population, exprimé en P.O.S. Les relations calculées sont valables dans les limites indiquées pour $\overline{W}$, et pour la saison chaude.

espèces	localités	intervalle d'utilisation $\overline{W}$ en P.O.S. (mg)	relation
Melania tuberculata	Samia, Baga Kawa	$2 < \overline{W} \leq 46$	$\log G = -1{,}250 \log \overline{W} - 1{,}196$
Cleopatra bulimoides	Samia, Baga Kawa	$8 \leq \overline{W} \leq 17$	$\log G = -2{,}856 \log \overline{W} + 1{,}132$
	Bol	$8 \leq \overline{W} \leq 14$	$\log G = -3{,}098 \log \overline{W} + 1{,}117$
Corbicula africana	Samia, Baga Kawa	$3 \leq \overline{W} \leq 12$	$\log G = -0{,}936 \log \overline{W} - 1{,}450$

On constate de manière générale que le poids individuel moyen varie à l'intérieur de limites assez étroites pour une même espèce. C'est en particulier le cas pour les Prosobranches Melania et Cleopatra à reproduction plus ou moins continue. Chez les Corbicula cette observation reste vraie dans la majorité des cas, mais on observe cependant quelques poids individuels moyens nettement plus faibles que l'ensemble des autres données. Dans ce dernier cas, la relation linéaire entre log G et log $\overline{W}$ se vérifie dans une certaine gamme de poids (3 $\overline{W}$ 12, fig. 30) mais n'est plus valable pour les poids individuels moyens les plus faibles. L'axe majeur réduit n'a donc été calculé que dans la gamme de poids pour laquelle l'alignement est bon.

Un poids moyen individuel faible pour une population, traduit l'existence d'une forte proportion d'individus jeunes par rapport aux individus âgés. C'est le cas des populations de *Corbicula* dont le poids moyen est inférieur à 3 mg. Dans cette situation où la relation entre log G et log $\bar{W}$ obtenue pour les tailles supérieures ne se vérifie plus, il existe peut être un autre type de relation mais les données que l'on possède ne permettent pas de le mettre en évidence. On peut cependant s'attendre à ce que G pour un poids moyen individuel $\bar{W}$ soit assez proche de l'accroissement instantané en poids (g) d'un individu de poids $\bar{w} = \bar{W}$. Cette remarque est vraie d'ailleurs dans tous les cas de populations dont la structure en taille est unimodale, c'est à dire dans le cas de cohortes par exemple.

A titre d'exemple, la production de quelques espèces a été recalculée dans certaines stations (tabl. X) en utilisant pour la saison chaude les valeurs de G obtenues à partir des relations entre log G et log $\bar{W}$. Malgré quelques différences mineures, les résultats sont très voisins des résultats obtenus en calculant G à partir de la structure en taille de la population.

A partir du moment où elles ont été calculées, les relations entre G et $\bar{W}$ peuvent être appliquées à toutes les populations de l'espèce en cause, à condition que le poids individuel moyen se situe dans la gamme de poids à l'intérieur de laquelle la relation est vérifiée, et que la croissance reste la même d'une année sur l'autre ou entre les différentes populations. Ces relations ont donc un intérêt pratique évident et permettent d'obtenir rapidement la production des populations échantillonnées avec une bonne approximation.

TABLEAU X - Comparaison entre les valeurs de la production en P.O.S. (exprimée en g/m^2) calculée en utilisant :

1 - les valeurs de G obtenues à partir de la courbe de croissance et la structure en taille des populations (tabl. VII) ;

2 - les valeurs de G obtenues à partir des relations log G - log $\overline{W}$ (tabl. IX).

			1 - G calculé d'après la structure en taille		2 - G calculé d'après le poids moyen $\overline{W}$	
Espèces	Stations	$\overline{B}$ (g/m^2)	P (g/m^2)	P/ $\overline{B}$	P (g/m^2)	P/ $\overline{B}$
<u>Melania</u>						
	Samia 1	3,53	15,45	4,4	15,00	4,2
	Baga Kawa 1	0,86	04,62	5,3	04,59	5,3
<u>Cleopatra</u>						
	Samia 1	3,57	07,01	1,9	07,33	2,0
	Baga Kawa 1	3,60	08,33	2,5	09,26	2,6
	Bol station 3					
	1968	0,29	00,71	2,5	00,69	2,4
	1969	1,81	06,32	3,6	06,54	3,6
<u>Corbicula</u>						
	Samia 1	1,05	02,98	2,8	03,10	3,0
	Baga Kawa 1	1,65	03,73	2,3	03,61	2,2

CHAPITRE III

BILANS ENERGETIQUES

Afin d'estimer l'importance de la participation des populations de mollusques benthiques dans le bilan énergétique du lac Tchad, il est nécessaire d'exprimer la production en unités (calories) qui permettent la comparaison avec d'autres groupes. On y arrive en déterminant la valeur calorifique des tissus pour chaque espèce.

La production n'est cependant que le rendement apparent de cette machine biologique qu'est tout organisme vivant. Sous forme de nourriture l'organisme absorbe en effet une certaine quantité d'énergie dont une partie est assimilée et sert à faire tourner la machine (dépenses de maintenance) qui élabore de la matière vivante (production). Une part non négligeable de l'énergie ingérée n'est pas assimilée mais rejetée dans le milieu ambiant. La répartition entre ces diverses destinées de l'énergie ingérée se traduit par un budget énergétique exprimé en unités énergétiques comparables (la calorie) et pour un intervalle de temps déterminé (KLEKOWSKI, 1970). Un tel budget peut s'écrire : (PETRUSEWICZ 1967, RICKER 1968) : $C = P + R + F + U$, où C est la consommation (nourriture ingérée), P la production, R la respiration ou dépenses de maintenance, F la quantité de nourriture ingérée mais non absorbée, et U les produits d'excrétion. On définit également $A = P + R$, où A est l'assimilation.

Il faut déterminer les différents termes de ces équations pour établir le bilan énergétique complet d'une espèce ou d'une population. En réalité, et pour les populations naturelles en particulier tous les éléments d'un tel bilan ne sont pas aussi facilement accessibles.

Dans le cas des mollusques du lac Tchad, des difficultés techniques n'ayant pas permis de déterminer C, le travail qui suit portera donc essentiellement sur l'estimation de A dans les populations naturelles.

TABLEAU XI - Valeurs calorifiques des tissus de cinq espèces de mollusques benthiques du lac Tchad

Espèce	Origine	Nombre de mesures	Valeur calorifique en cal/g de poids sec	% cendres	Valeur calorifique en cal/g sans cendres
Bellamya unicolor	Samia	5	4141 ± 64,8	15,7 ± 1,4	4919 ± 94,7
Bellamya unicolor	Baga Kawa	3	3982 ± 197	16,7 ± 1,5	4777 ± 319
Cleopatra bulimoides	Samia	3	3989 ± 140	15,4 ± 1	4730 ± 127
Melania tuberculata	Samia	3	3818 ± 232	17,7 ± 3,4	4636 ± 88
Melania tuberculata	Baga Kawa	1	3678	22,6	4751
Corbicula africana	delta du Chari	3	4974 ± 25	12,8 ± 1,6	5707 ± 33
Caelatura aegyptiaca	Baga Kawa	5	3972 ± 149	19,7 ± 2	4949 ± 164

A - VALEUR CALORIFIQUE DES TISSUS

La valeur énergétique des parties molles a été déterminée pour les différentes espèces étudiées ici à l'aide d'un semi-micro calorimètre PARR 14-11. Les mollusques ont été récoltés dans le lac Tchad en octobre 1971 et les échantillons utilisés pour les mesures ont été préalablement déshydratés par lyophylisation durant 48 h et conservés au dessicateur. Après séparation de la coquille, les parties molles de plusieurs individus (y compris l'opercule dans le cas des Prosobranches) ont été mélangées et broyées pour constituer les pastilles de 200 à 250 mg nécessaires aux mesures.

A l'exception des Corbicula pour lesquels la valeur calorifique des tissus est nettement plus élevée, les résultats sont sensiblement du même ordre de grandeur pour les autres espèces (tabl. XI).

A titre de comparaison, SITARAMAIAH (1967) in CUMMINS et WUYCHECK (1971) a trouvé par une méthode différente (analyse de la matière organique) et pour Melania tuberculata, une valeur calorifique de 424 cal/g de poids sec coquille comprise. Des relations entre le poids sec et le poids de coquille pour cette espèce, on déduit que pour un adulte moyen de 15 mm, de poids organique sec 10 mg, le poids de coquille est d'environ 90 mg, ce qui signifie que le poids organique sec est de l'ordre de 10 % du poids sec coquille comprise. En admettant que la coquille ne renferme que très peu de matière organique, on trouve ainsi une valeur de 4 240 cal/g de poids organique sec qui n'est que légèrement supérieure à nos résultats.

Sur des mollusques d'eau douce, TUDORANCEA et FLORESCU (1968) ont déterminé une valeur calorifique de 4 488 cal/g de poids sec chez Unio tumidus, et de 4 218 cal/g chez Unio pictorum. Ces valeurs sont également très proches des résultats obtenus sur Caelatura aegypticca qui est un Unionidae.

HUGUES 1970, a trouvé une valeur de 5 097 cal/g de poids organique sec sans cendres chez Scrobicularia plana et une moyenne de 12,2 % de

cendres. Cet auteur a pu calculer également la quantité d'énergie stockée sous formes de protéines dans la coquille (principalement au niveau du périostracum). Cette énergie stockée est de l'ordre de 20 cal/g de coquille, ce qui représente une valeur assez faible.

B - RESPIRATION

Etant donné qu'il est pratiquement impossible de mesurer l'énergie dépensée pour le métabolisme par calorimétrie directe chez les poikilothermes, on doit utiliser une méthode indirecte qui consiste à mesurer les échanges respiratoires et à les convertir en énergie par le biais d'un coefficient oxycalorifique. La valeur de ce dernier correspond à l'énergie libérée quand 1 ml (ou 1 mg) d'oxygène est utilisée pour oxyder le matériel métabolisé par l'animal.

La respiration des mollusques benthiques a été mesurée sur le terrain par la méthode des flacons à oxygène. Bien qu'un peu délaissée actuellement en raison de la mise au point de techniques polarographiques, cette méthode était la mieux adaptée aux conditions matérielles dans lesquelles les observations ont été faites. Elle permettait également d'utiliser des individus fraîchement récoltés dont l'état physiologique était plus proche des conditions naturelles que celui des individus conservés en élevage.

1 - METHODES

Avant chaque série de mesures, les flacons d'une contenance de 130 ml environ étaient remplis d'eau du lac préalablement filtrée sur un filet à phytoplancton, puis brassée dans un récipient pour assurer une bonne homogénéisation. Les mollusques récoltés rapidement étaient mesurés et groupés par classes de taille (de mm en mm). Selon la taille, un ou plusieurs mollusques étaient introduits dans chaque flacon après que la coquille ait été soigneusement essuyée avec du papier filtre afin d'enlever l'eau, le sédiment et les organismes épiphytes qui pouvaient y rester attachés. Les flacons étaient ensuite placés dans des bassines remplies d'eau

qui jouaient un rôle de volant thermique. En surveillant périodiquement la température de l'eau des bassines, et en la réajustant éventuellement par l'introduction de glace ou d'eau chaude, on a estimé que l'amplitude des variations ne dépassait pas $\pm$ 0,5° C au cours de l'expérience.

Des flacons témoins sans animaux étaient placés dans les mêmes conditions que les flacons expérimentaux, et l'ensemble était fixé à la fin de l'expérience (méthode de Winckler). D'autres flacons témoins étaient également fixés au début de l'expérience pour connaître le pourcentage de saturation de l'eau en oxygène.

Connaissant la teneur en oxygène (t1) des flacons témoins à la fin de l'expérience (qui était sensiblement identique à celle de l'eau au début de l'expérience) et la teneur en oxygène de l'eau des flacons contenant des mollusques (t2), on peut alors pour chaque flacon, calculer la quantité d'oxygène consommée par les animaux durant le temps de l'expérience : $Q\ O_2$ consommée = $(t_1 - t_2)\ V$, V étant le volume du flacon.

La quantité d'oxygène consommée par des mollusques d'une taille donnée peut être rapportée au poids frais ou au poids sec grâce aux relations taille-poids.

On calcule ensuite la relation $R = aW^b$, où R est la consommation en oxygène par heure et par individu et W le poids en mg d'un individu. a représente la consommation horaire en oxygène d'un individu dont le poids est égal à l'unité (mg ici) et b indique le degré de dépendance de l'intensité métabolique par rapport au poids.

Dans la pratique la droite de régression log R = log a + log W, est calculée à partir des résultats obtenus pour chaque flacon à oxygène. Dans le cas où plusieurs mollusques étaient introduits dans un même flacon, on utilisait alors la consommation moyenne en oxygène par individu.

Remarques sur la méthode

Un certain nombre d'observations préliminaires ont été faites avant d'entreprendre les mesures.

1° Lorsqu'on fixe des flacons immédiatement après avoir introduit des mollusques, les résultats de dosage sont comparables à ceux obtenus sur des flacons témoins renfermant la même eau mais sans mollusques. La présence des animaux n'apporte pas de biais dans les dosages. Cependant les flacons fixés renfermant des mollusques et conservés à la température ambiante doivent être dosés dans les heures qui suivent.

2° Le problème du substrat peut être important pour certaines espèces animales benthiques. WAUTIER et PATTEE (1955) ont démontré en effet que la consommation en oxygène de larves d'Ephéméroptères pouvait varier considérablement dans les expériences selon que les flacons étaient nus ou renfermaient le substrat sur laquelle la larve vit habituellement. Si l'on introduit du sable dans les flacons, on n'observe pas de différence significative par rapport aux flacons nus pour le Prosobranche Bellamya unicolor. Par contre, dans le cas du Bivalve Corbicula africana, qui vit habituellement enfoui dans le sable, on a pu constater pour une taille expérimentale de 10-11 mm, que la consommation en oxygène était environ deux fois supérieure dans les flacons nus à ce qu'elle était dans les flacons renfermant du sable. En l'absence de sédiment, ces animaux se déplacent en effet avec leur pied sur le fond du flacon alors qu'ils s'enfouissent et restent immobiles ne laissant dépasser que leurs siphons lorsqu'ils ont un substrat. Il en résulte que pour cette espèce, les mesures ont été faites dans des flacons où 10 cm de sable humide avait été introduit au préalable. Ce sable avait été passé au four à 450° pendant quelques heures pour supprimer les matières organiques puis réhumidifié avant l'expérience avec de l'eau du lac filtrée. Les mesures ont été faites avec des flacons nus pour les Prosobranches, moins sensibles au facteur substrat en raison de leur mode de vie.

3° KAMLER (1969, 1970) critique l'utilisation des bouteilles à oxygène et pense qu'on peut introduire une sérieuse erreur dans la mesure de la respiration si l'on utilise pour le calcul la différence entre les concentrations initiale et finale en oxygène dans les bouteilles. Certains auteurs (ZEISS, 1963 ; MANN, 1965 ; PATTEE, 1965 ; KAMLER, 1969) ont en effet montré que les animaux présentent une période d'activité intense et de forte consommation en oxygène qui fait suite à leur introduction dans les bouteilles, puis une période de consommation en oxygène plus faible et plus uniforme. Il en résulterait une surestimation de la respiration par la méthode des bouteilles à oxygène, avec laquelle il n'est pas possible de tenir compte de la période d'adaptation des organismes à leur nouveau milieu, période au cours de laquelle leur métabolisme est accru.

Ce phénomène a été en partie vérifié chez le Prosobranche Bellamya unicolor (fig. 31) pour lequel cinq lots de bouteilles contenant chacune un individu de 15 mm ont été fixés respectivement après 1 h, 2 h, 3 h, 4h 30 et 6 h d'incubation. On constate effectivement que la respiration est plus intense durant la première heure et décroit par la suite puisque la consommation en oxygène par heure et par individu calculée sur la période d'incubation, décroit en fonction de la durée de l'expérience. Cependant, il faut tenir compte de plusieurs phénomènes susceptibles d'expliquer en partie cette diminution de la consommation en oxygène en fonction du temps d'incubation. Les animaux introduits dans les bouteilles n'y ont aucune source de nourriture. Leur métabolisme décroit donc avec le temps au fur et à mesure que leur tube digestif se vide. Ce problème du jeûne a déjà été étudié (BERG et al., 1958 ; BERG, 1959 ; von BRAND et al., 1948) mais il ne semble pas que les auteurs aient fait la part entre ce qui était réellement dû au jeûne et ce qui était dû à l'augmentation d'activité au cours de la période d'adaptation de l'animal à son nouveau milieu.

Une expérience réalisée sur Bellamya unicolor montre en tout cas qu'il y a diminution du métabolisme respiratoire si l'on conserve les animaux sans nourriture. Des individus de 15 mm ont été prélevés dans la nature et conservés en aquarium ne renfermant que de l'eau du lac. La con-

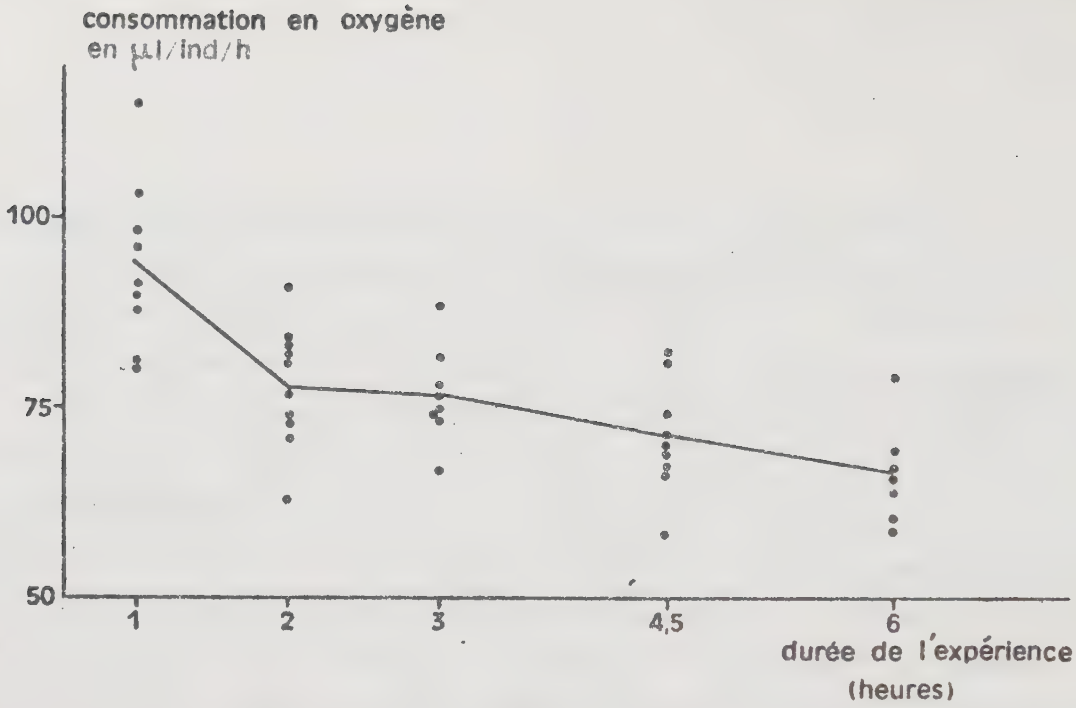


Fig. 31 – Bellamya unicolor : influence de la durée de l'expérience sur l'estimation de la consommation en oxygène par individu et par heure (chaque point représente la consommation moyenne d'un individu de 15 mm à la température de 28° 5).

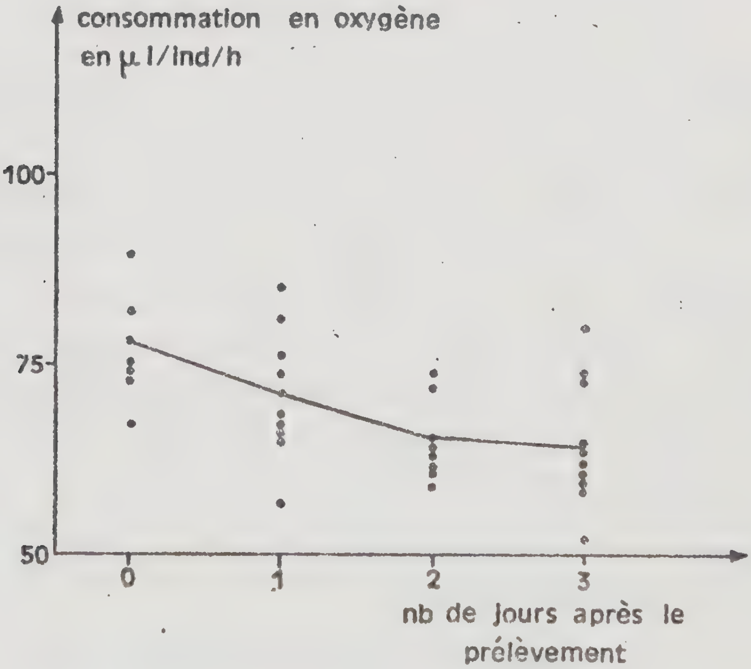


Fig. 32 – Bellamya unicolor : influence du jeûne sur la consommation en oxygène. Résultats obtenus sur des individus de 15 mm et pour des expériences de 3 heures à 28° 5.

sommation en oxygène a été mesurée sur une première série de mollusques moins d'une heure après le prélèvement, puis sur trois séries respectivement, 1, 2, et 3 jours après le prélèvement. Les résultats montrent une diminution de la quantité d'oxygène consommée par individu et par heure entre la première et la dernière série (fig. 32).

Ces observation rejoignent celles de WINBERG et BELIAZKAYA (1958, 1959) et de BERG et OCKELMAN (1959) qui ont également observé que la consommation en oxygène des gastéropodes était plus élevée chez les animaux fraîchement récoltés que chez des animaux conservés durant 24 heures au laboratoire.

4° Il peut y avoir diminution de la consommation en oxygène des mollusques en raison de la diminution de la teneur en oxygène de l'eau des bouteilles. En pratique, les expériences ont été prévues de manière à ce que la saturation de l'eau des bouteilles ne descende pas en dessous de 50 % à la fin de l'expérience. Dans ces conditions (Von BRAND et al., 1948 ; BERG et OCKELMAN, 1959) il est probable que la diminution de la teneur en oxygène de l'eau n'est pas une source d'erreur très importante.

Compte tenu de ces diverses remarques, une durée d'esposition de 3 heures a été retenue pour toutes les espèces étudiées. Elle est à la fois suffisamment longue pour atténuer en partie l'influence de la période d'agitation faisant suite à l'introduction des animaux dans les bouteilles, et suffisamment courte pour ne pas amener la saturation de l'eau en oxygène en dessous de 50 %.

2 - RESULTATS

La consommation en oxygène a été déterminée chez 4 espèces de mollusques benthiques : Melania, Cleopatra, Bellamya et Corbicula. Pour chaque série de mesure,, les constantes a et b de la relation $R = a\ W^b$ ont été calculées en fonction du poids organique sec et du poids frais coquilles comprises (tabl. XII). Les températures auxquelles les mesures ont été effectuées sont assez proches des températures moyennes de saison fraîche ou de

TABLEAU XII - Valeurs des constantes a et b de la relation $R = aW^b$ et coefficient de corrélation de la droite d'ajustement de log R en fonction de log W. R est exprimé en μl/ind/h et W en mg de poids organique sec (P.O.S.) ou de poids frais, coquille comprise (P.F.)

Espèce	Localité	Temps. ° C	Date	Nombre de mesures	Gamme de tailles (mm)	R = f(P.O.S.)			R = f(P.F.)		
						a	b	r	a	b	r
Cleopatra bulimoides	Baga Kawa	21,5	26/ 1/70	25	7 à 12	1,97	0,768	0,884	1,02	0,531	0,884
	Baga Kawa	29,5	22/10/69	46	8 à 13	2,51	0,790	0,921	1,40	0,527	0,918
Melania tuberculata	Samia	29	25/10/69	38	5 à 13	1,60	0,930	0,980	0,24	0,788	0,980
	Samia	29	26/10/69	41	5 à 14	1,59	0,909	0,987	0,23	0,793	0,986
	Samia	20,5	23/ 1/70	32	7 à 14	1,25	0,747	0,976	0,22	0,684	0,976
Bellamya unicolor	Baga Kawa	20,5	26/ 1/70	43	9 à 18	2,39	0,829	0,974	0,44	0,743	0,974
	Baga Kawa	30	19/10/69	45	6 à 17	2,56	0,905	0,979	0,40	0,811	0,979
	Bol	20,5	20/ 1/70	30	8 à 19	3,16	0,702	0,984	0,46	0,710	0,983
	Bol	32	20/ 8/69	27	8 à 19	7,30	0,666	0,991	1,18	0,671	0,991
	Bol	26	23/ 8/69	66	5 à 17	2,17	0,790	0,975	0,32	0,797	0,975
Corbicula africana	Delta	29,5	28/10/69	43	4 à 13	7,36	0,638	0,997	0,86	0,578	0,991

saison chaude de l'eau du lac. Certains auteurs se sont attachés à trouver une signification particulière à la valeur de b afin d'en déduire si la respiration était proportionnelle à la surface ou au poids. HEMMINGSEN (1960) après une étude extensive de la littérature, a montré que b avait une valeur moyenne de 0,75 pour l'ensemble des organismes. Dans le cas présent et pour les relations calculées en fonction du poids organique sec, b est compris entre 0,64 et 0,93. Ces valeurs sont habituellement rencontrées chez les mollusques (GHIRETTI, 1966).

C - BILAN ENERGETIQUE DES POPULATIONS NATURELLES

Le flux d'énergie, chez un individu ou une population, peut s'étudier sous forme de bilans instantanés ou de bilans cumulés. Dans le premier cas, on calcule les différents paramètres du bilan énergétique pour une courte période de temps Δt (en général 24 h) et à différents moments de la vie de l'animal ou de la population. On peut également déterminer des coefficients instantanés de rendement et suivre leur évolution en fonction du temps. Mais il est également possible à tout moment de la vie d'un individu ou d'une population de déterminer la quantité d'énergie qui a été ingérée ou utilisée pour les différentes fonctions depuis la naissance ou depuis le début des observations. C'est le bilan cumulé (KLEKOWSKI et al. 1967) dans lequel chacun des paramètres est la somme cumulée des valeurs instantanées successives (jour après jour par exemple). Ces bilans sont généralement calculés sur une période d'un an pour les populations naturelles.

1 - METHODES

Les bilans énergétiques ont été établis pour les populations naturelles étudiées précédemment et dont la production annuelle avait été calculée en poids organique sec et en poids de coquilles (tabl. 7). Les résultats de production ont été transformés en calories en utilisant les valeurs calorifiques pour le poids sec (tabl. II) et en estimant à 20 cal/g (HUGUES 1970) la quantité d'énergie fixée dans les coquilles.

En ce qui concerne la respiration, on sait que la consommation d'oxygène par individu varie en fonction de la température. Cepdndant les courbes de croissance pondérale sont des courbes moyennes calculées pour la saison chaude (mars à novembre) et pour la saison fraîche (décembre à février), et la production a été estimée à partir de ces résultats. La respiration a donc été calculée pour une température moyenne de saison chaude (27° 5) et de saison fraîche (19°). Pour les différentes classes de taille de chaque espèce, ces valeurs de la r espiration ont été obtenues par interpolation (pour 27° 5) ou par extrapolation (pour 19°) entre les valeurs mesurées en saison chaude et en saison fraîche (tabl. XII) en estimant que la variation est linéaire dans cet intervalle. Pour chaque population, et comme on l'a fait pour la production, on a ensuite calculé une valeur journalière (R_j) de la respiration lors des j prélèvements successifs en utilisant les structures en taille du peuplement. Cette valeur est également rapportée à une même surface de prélèvement (1 m^2). En partant de l'hypothèse que la respiration journalière (comme la production journalière) varie linéairement entre deux prélèvements successifs, on peut alors calculer la quantité d'oxygène consommée dans l'intervalle des prélèvements j et j + 1 par la formule :

$$\left(\frac{R_{(j)} + R_{(j+1)}}{2}\right) (t_{(j+1)} - t_{(j)})$$ où $t_{(j+1)} - t_{(j)}$ correspond au temps exprimé en jours séparant les prélèvements j et j + 1.

En faisant la somme de ces valeurs successives, on obtient alors la quantité d'oxygène consommée par la population durant la période d'étude. Ces résultats exprimés en ml d'oxygène ont été transformés en calories en utilisant un coefficient oxycalorifique de 4,86 cal/ml d'oxygène (WINBERG, 1971).

2 - RESULTATS

2.1 Bilans énergétiques instantanés des populations

Les bilans énergétiques journaliers ont été établis lors de chaque prélèvement pour les espèces étudiées et dans les différentes stations. Quelques exemples en sont donnés ici (fig. 33 à 37). Ces bilans instantanés permettent de suivre l'évolution du flux d'énergie dans les populations naturelles au cours de la période d'observation, évolution qui est évidemment en grande partie fonction de la dynamique des peuplements.

Dans des populations à reproduction plus ou moins continue comme c'est le cas ici, le rapport P/A varie relativement peu au cours de l'année, Il est cependant plus élevé lorsque la production de la population est plus importante, c'est à dire généralement lorsque les jeunes individus sont plus abondants.

2.2 Bilans énergétiques annuels des populations

Les valeurs annuelles de R et P pour les différentes populations naturelles étudiées ici, ainsi que le rendement d'utilisation de l'énergie assimilée pour la croissance (P/A) sont présentés dans le tableau XIII.

Pour une même espèce, il peut y avoir des variations assez sensibles de P/A selon les stations. C'est en particulier le cas des *Melania* et des *Cleopatra*. En fait (fig. 38) il existe une relation entre les valeurs de P/A et de $P/\overline{B}$, P/A étant plus grand là où les populations de l'espèce considérée ont on $P/\overline{B}$ élevé et inversement.

La fig. 38 permet également de constater que la relation entre P/A et $P/\overline{B}$ est sensiblement linéaire dans l'intervalle des observations, non seulement pour chaque espèce, mais pour l'ensemble des Prosobranches étudiés ici. Par contre, pour des $\overline{P}/\overline{B}$ du même ordre de grandeur, les valeurs de P/A sont nettement plus faibles chez les *Corbicula* que chez les *Cleopatra*.

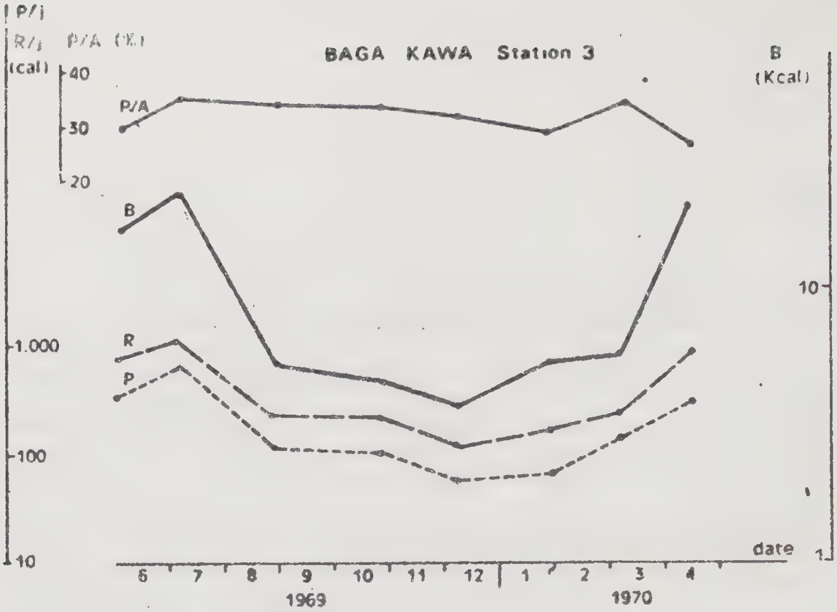


Fig. 33 – Bellamya unicolor : évolution du flux d'énergie dans la population de la station 3 de Baga Kawa au cours de la période d'observation.

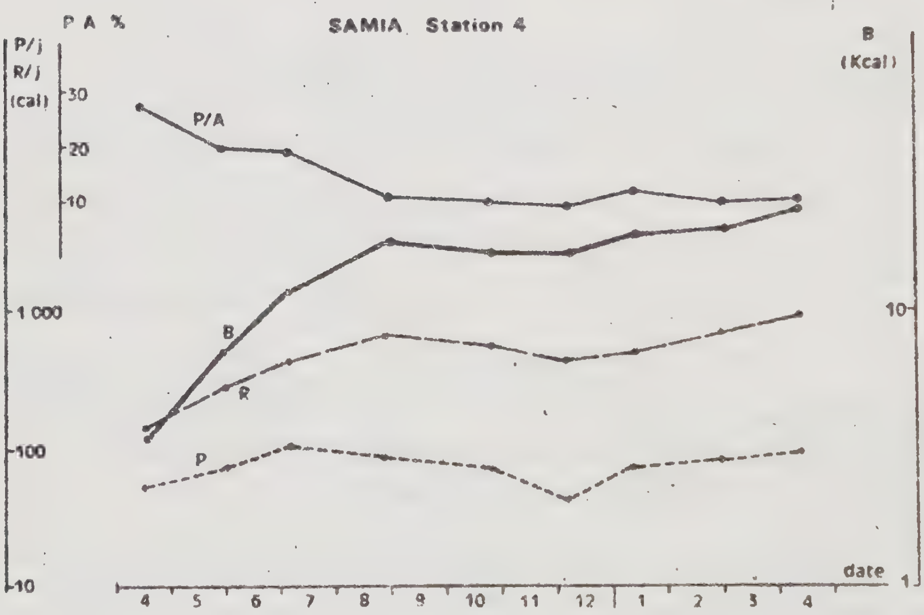


Fig. 34 – Cleopatra bulimoides : évolution du flux d'énergie dans la population de la station 2 de Samia au cours de la période d'observation.

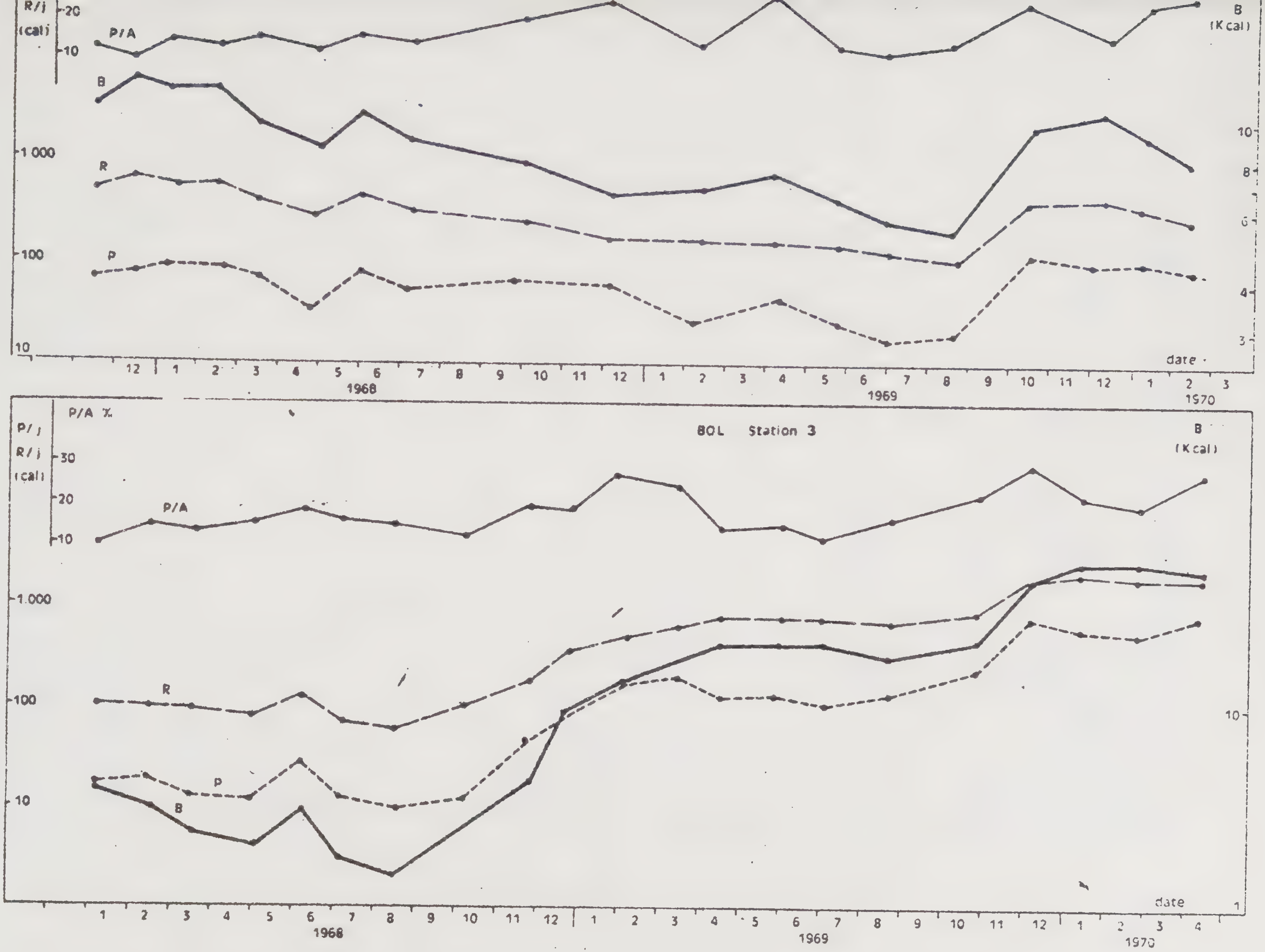


Fig. 35 - <u>Cleopatra bulimoides</u> ; évolution du flux d'énergie dans les populations de Bol au cours de la période d'observation.

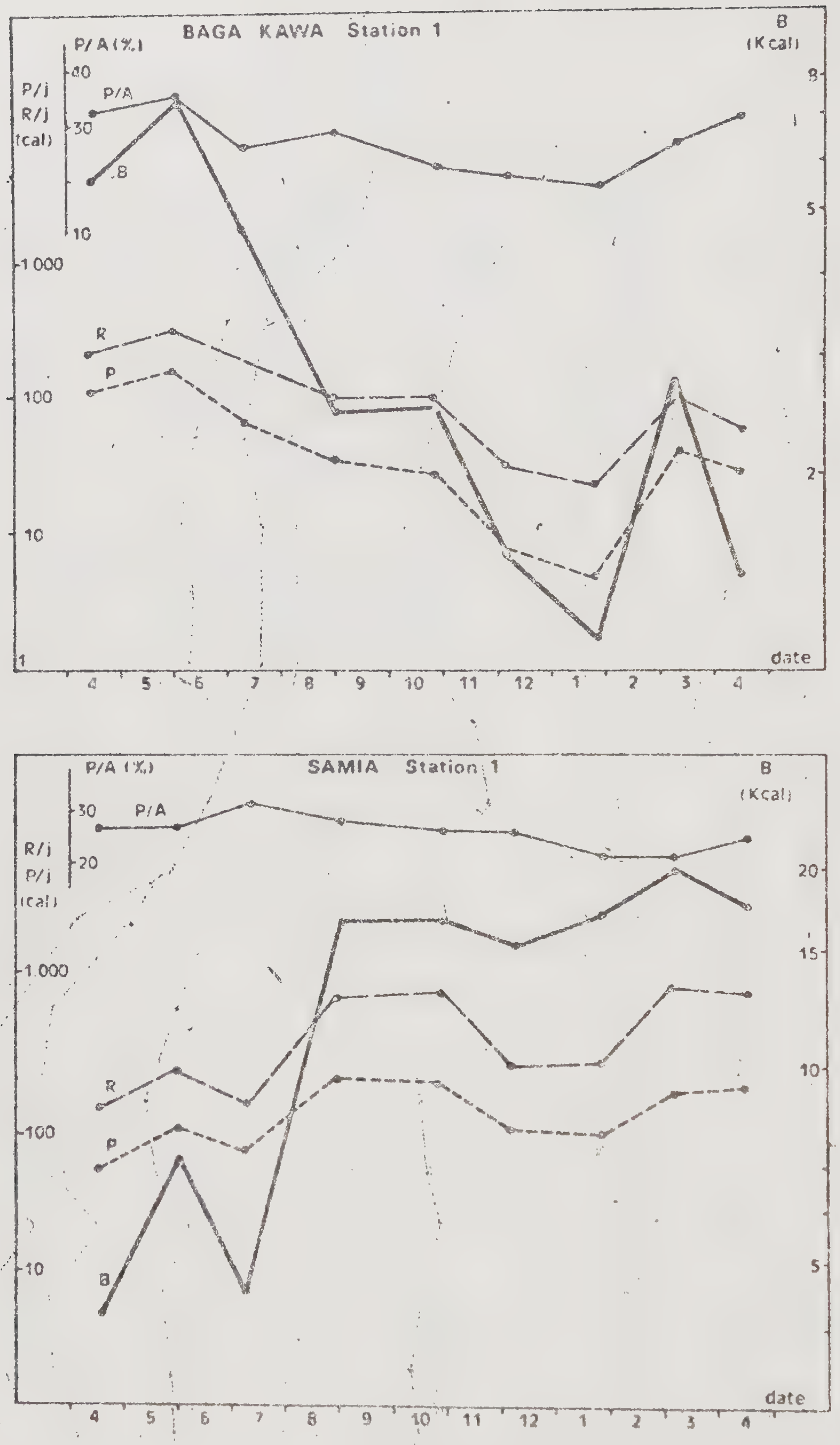


Fig. 36 - Melania tuberculata : évolution du flux d'énergie dans les populations des stations 1 de Baga Kawa et de Samia au cours de la période d'observation.

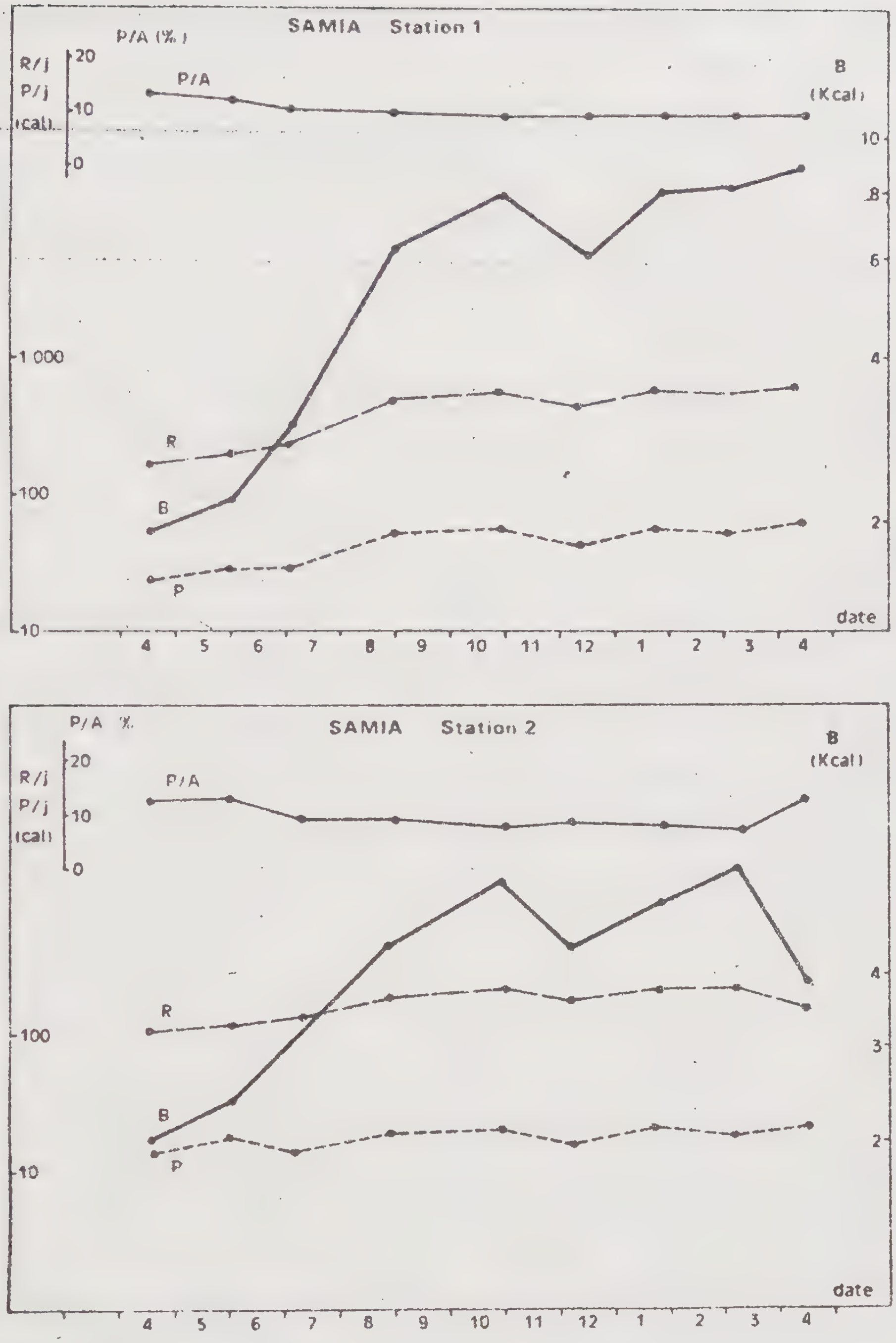


Fig. 37 - <u>Corbicula africana</u> : évolution du flux d'énergie dans les populations de Samia (stations 1 et 2) au cours de la période d'observation.

TABLEAU XIII - Production, respiration et assimilation (exprimées en Kcal/m²/an) pour les différentes populations de mollusques benthiques du lac Tchad étudiées.

	R (Kcal/m²/an)	P (Kcal/m²/an)	A (Kcal/m²/an)	R/A (%)	P/A (%)
Bellamya unicolor					
Baga Kawa station 2	120,9	58,4	179,3	67,5	32,5
Baga Kawa station 3	116,9	55,0	171,9	68,0	32,0
Cleopatra bulimoides					
Samia station 1	183,8	29,2	213,0	86,3	13,7
Samia station 2	163,9	25,6	189,5	86,7	13,3
Baga Kawa station 1	164,1	36,8	200,9	81,7	18,3
Baga Kawa station 3	187,7	49,3	237,0	79,2	20,8
Bol station 3 1968	13,6	2,5	16,1	84,4	15,6
Bol station 3 1969	90,2	23,0	113,2	79,7	20,3
Bol station 2 1968	43,3	7,8	51,1	84,8	15,2
Bol station 2 1969	24,7	5,8	30,5	81,0	19,0
Melania tuberculata					
Samia station 1	172,7	61,8	234,5	73,6	26,4
Samia station 2	30,8	7,9	38,7	79,5	20,5
Baga Kawa station 1	43,4	18,4	61,8	70,2	29,8
Baga Kawa station 3	34,0	12,8	46,8	72,7	27,3
Corbicula africana					
Samia station 1	145,1	16,9	162,0	90,3	9,7
Samia station 2	60,0	6,3	66,3	91,1	8,9
Baga Kawa station 1	202,3	21,3	227,4	88,9	11,1
Baga Kawa station 2	446,7	51,9	498,6	89,6	10,4
Baga Kawa station 3	116,4	11,5	127,9	91,0	9,0

Tableau XIV -

Rapport entre le poids organique sec (P.O.S.) et le poids de la coquille (P.C.) chez un individu adulte moyen, pour 4 espèces de mollusques benthiques.

	P.O.S./P.C.
Melania (15 mm)	1/9
Cleopatra (10-12 mm)	1/8
Bellamya (16-18 mm)	1/7
Corbicula (10-12 mm)	1/35

Il est peut-être possible de trouver une explication à cette différence en comparant (tabl. XIV) le rapport entre le poids sec du corps et le poids des coquilles pour les différentes espèces en cause. Si ce rapport est très voisin pour les Prosobranches, (de 1/7 à 1/9), il est par contre quatre fois plus faible chez les Corbicula (1/35). Cette dernière espèce a donc besoin d'utiliser par unité de poids sec du corps, une énergie bien plus importante que les Prosobranches pour élaborer sa coquille, d'où un P/A/ plus faible.

D - DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Un certain nombre de travaux ont déjà été effectués sur les bilans énergétiques de populations naturelles de mollusques aquatiques (tabl. XV). A l'exception de Pisidium virginicum, les rapports P/A calculés sur un an, sont toujours inférieurs à 30 % et atteignent des valeurs assez faibles (6 à 10 %) pour les grands Lamellibranches d'eau douce étudiés par TUDORANGEA et FLORESCU (1968, 1969). Les résultats obtenus sur les mollusques aquatiques du lac Tchad (tabl. XV) viennent compléter ces données et les valeurs de P/A concordent avec la majorité des observations. On a cependant constaté que le rapport P/A varie au cours de l'année dans une même population et entre populations d'une même espèce à une époque donnée. On a montré également (fig. 38) que le P/A annuel était d'autant plus grand que

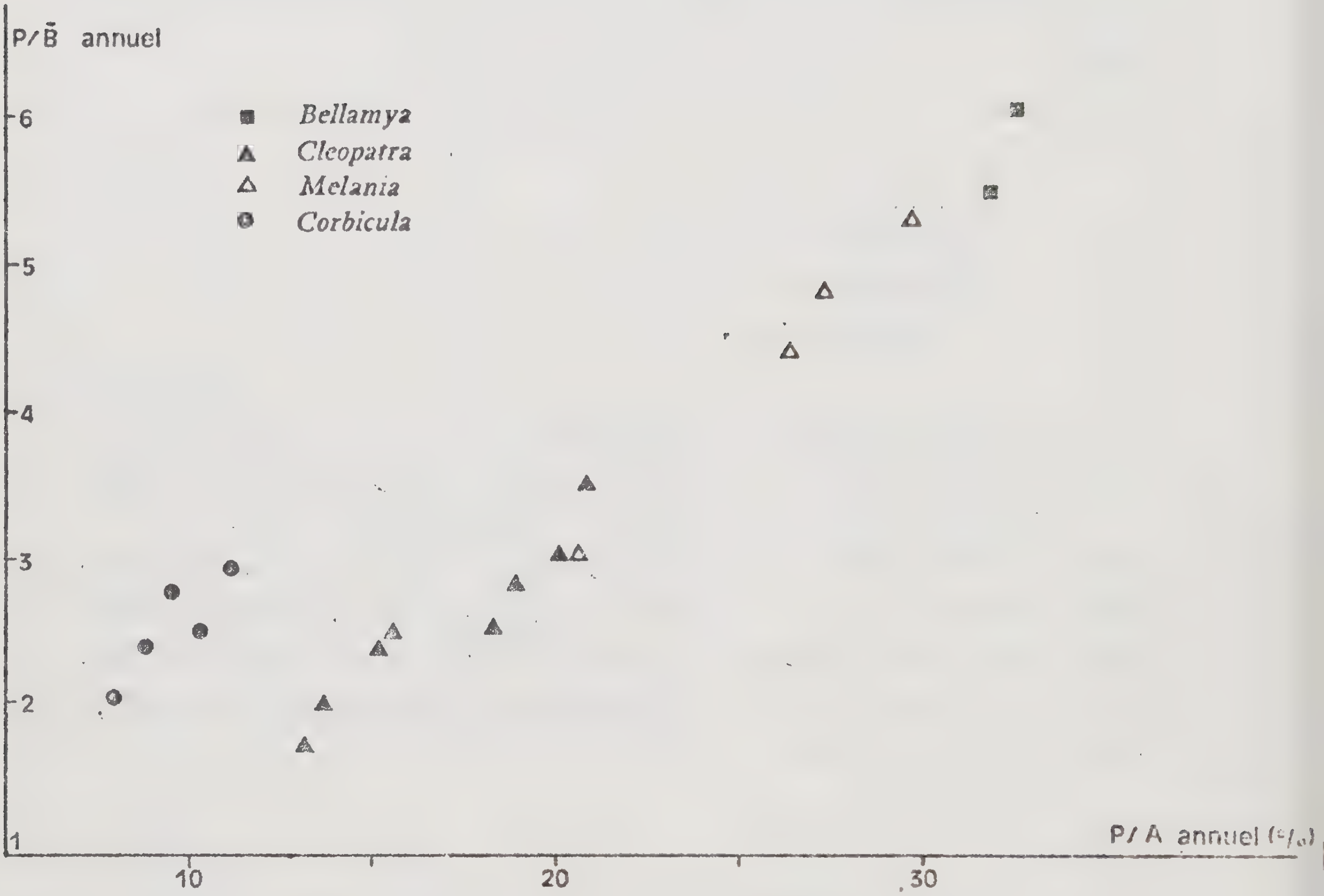


Fig. 38 – Relation entre le P/ $\bar{B}$ annuel et le P/A annuel pour les populations naturelles des diverses espèces de mollusques benthiques du lac Tchad. Chaque point correspond à une population de l'espèce étudiée.

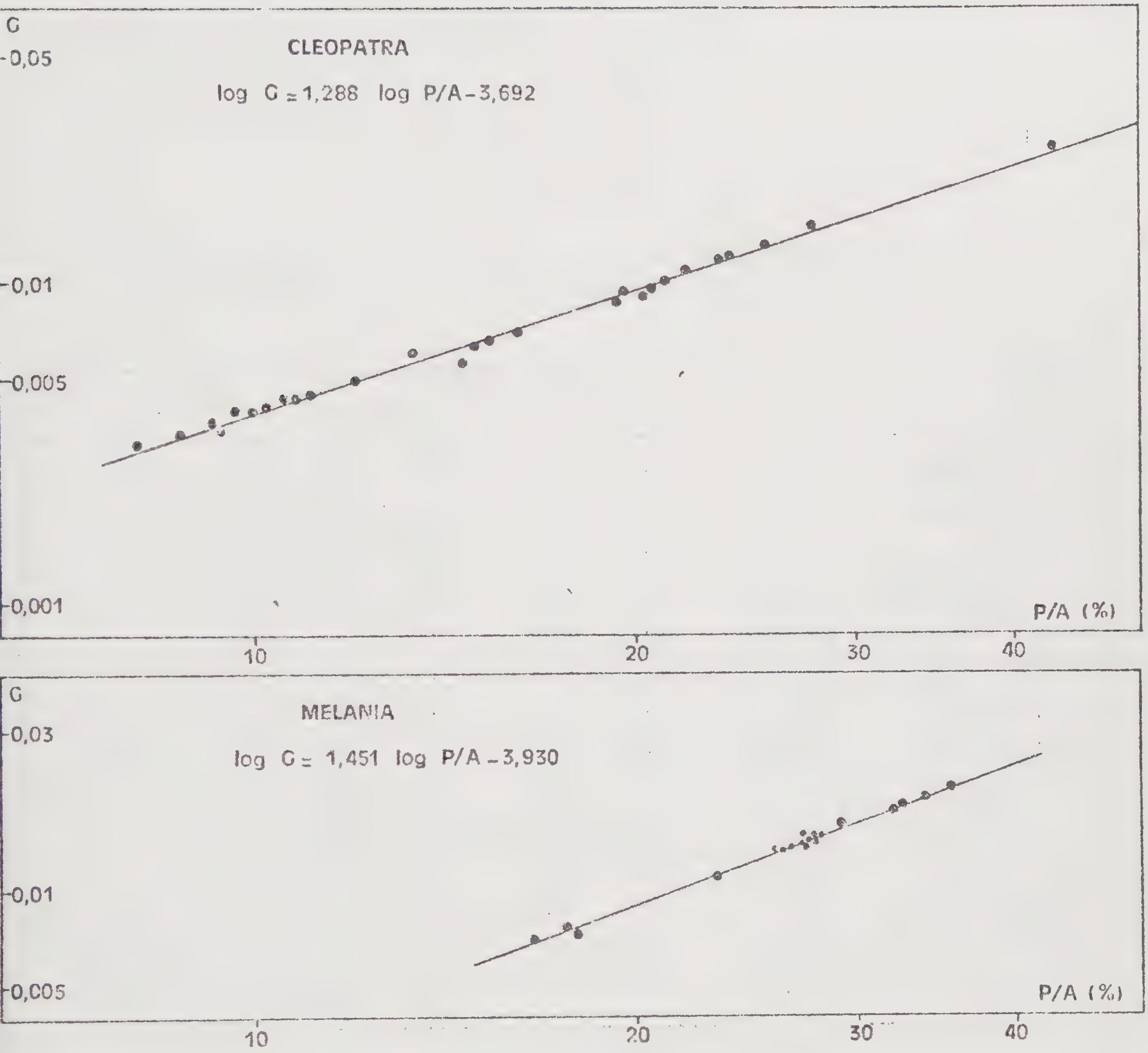


Fig. 39 - Relation entre G et le P/A instantané pour les valeurs obtenues en saison chaude à Samia et à Baga Kawa chez Cleopatra et Melania.

TABLEAU XV - Production, respiration et assimilation (exprimées en $Kcal/m^2/an$) pour différentes populations naturelles de mollusques aquatiques

Espèces	A	P	R	P/A (%)	Source
Pisidium virginicum	172,7	81,8	90,9	47,3	TEAL (1957)
Modiolus demissus	56,0	17,0	39,0	30,0	KUENZLER (1961)
Physa integra	611,3	170,6	440,7	28,0	TILLY (1968)
Fissurella barbadensis	190,2	50,9	139,3	26,8	HUGHES (1971)
Scrobicularia plana	72,1	17,5	54,6	24,3	HUGHES (1970)
Scrobicularia plana	600,0	124,0	476,0	20,7	HUGHES (1970)
Nerita peloronta	38,9	7,5	31,4	19,3	HUGHES (1971)
Littorina irrorata	290,0	40,6	249,4	14,0	Odum et Smalley (1959)
Nerita versicolor	58,6	7,6	51,0	13,0	HUGHES (1971)
Nerita peloronta	114,9	14,2	100,7	12,4	HUGHES (1971)
Nerita tessellata	246,5	29,3	217,2	11,9	HUGHES (1971)
Anodonta piscinalis	25,1	2,5	22,6	9,8	TUDORANCEA et FLORESCU (1968)
Unio tumidus	25,1	1,7	23,4	6,7	TUDORANCEA et FLORESCU (1968)
Unio pictorum	32,3	1,9	30,4	5,8	TUDORANCEA et FLORESCU (1968)

le P/B annuel des populations était plus élevé. En réalité, s'il existe une relation entre ces deux paramètres, on doit également la retrouver entre le taux instantané de croissance pondérale (G) et le P/A des populations lors de chaque prélèvement. C'est ce que l'on a pu mettre en évidence entre les valeurs de G et de P/A obtenues en saison chaude à Samia et Baga Kawa pour les Melania et les Cleopatra (fig. 39).

Ces relations, comme celles qui existent entre G et le poids moyen d'un individu, constituent en fait des outils pratiques permettant d'éviter des calculs souvent longs et fastidieux. Une fois qu'elles ont été établies pour une espèce, il suffit de déterminer le poids moyen d'un individu d'une population pour obtenir G et calculer la production. En convertissant cette dernière en calories, on obtient ensuite A. Ces relations ne sont cependant valables que pour une espèce donnée dans des conditions de milieu déterminées car G dépend en particulier de la vitesse de croissance qui peut changer avec les conditions écologiques ambiantes. Leur utilisation est donc limitée. La tendance actuelle en écologie étant de rechercher des lois plus générales, utilisables parfois même pour l'ensemble du règne animal, certains auteurs ont montré l'existence d'une relation entre la production P et la respiration R exprimées en $Kcal/m^2/an$ pour les populations naturelles de poikilothermes. C'est ENGELMANN (1966) qui le premier a calculé une relation allométrique entre P et R :

$$\log R = 0,62 + 0,86 \log P \quad (1)$$

McNEILL et LAWTON (1970) ont complété et calculé de nouvelles relations pour les poikilothermes :

$$\log R = 1,0733 \log P + 0,3757 \quad (2)$$
$$\log P = 0,8233 \log R - 0,2367 \quad (3)$$

La dispersion des points étant assez importante, ces auteurs ont été amenés à distinguer les poikilothermes à vie longue (supérieure à deux ans) des poikilothermes à vie courte (inférieure à deux ans), et à calculer de nouvelles relations pour ces derniers. Cette limite de deux ans est apparemment purement empirique et arbitraire, et ne semble pas constituer un

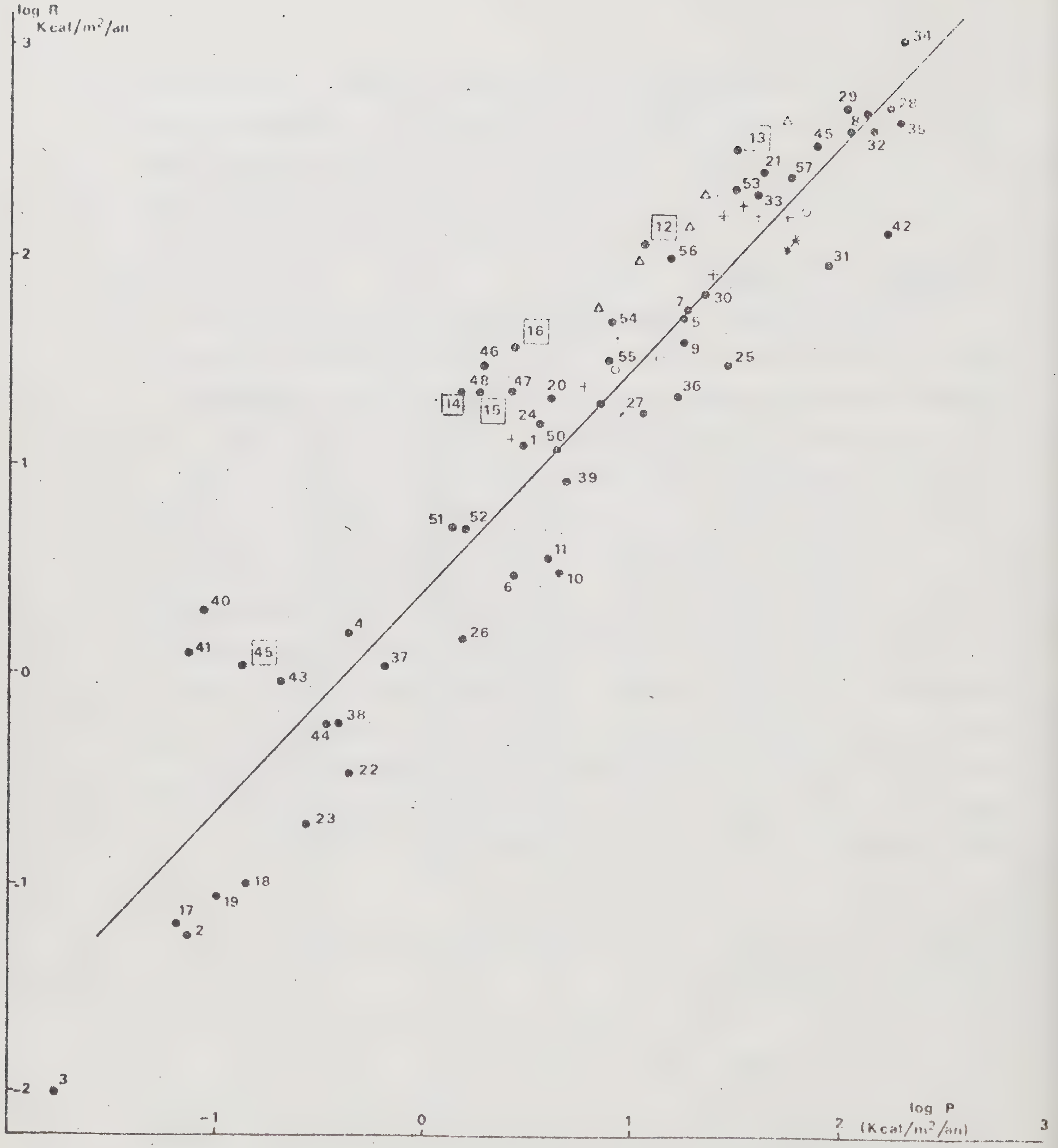


Fig. 40 - Relation entre P et R (en Kcal/m^2/an) pour diverses populations naturelles de poikilothermes (voir tabl. XVI et XVII pour les numéros). Nos résultats (tabl.XIII) sont indiqués par des signes conventionnels : * Bellamya, ▫ Melania, + Cleopatra, △ Corbicula.

critère suffisamment objectif pour être retenue.

En réalité, les méthodes employées à l'heure actuelle pour déterminer P et R sont très variées, et l'on manque souvent d'élements de comparaison entre ces méthodes. On peut donc penser que la dispersion des points observés par McNEILL et LAWTON est en partie le résultat de ces incertitudes dans l'estimation de P et de R, le rapport entre ces deux paramètres (P/A) peut varier avec les populations d'une même espèce, et les résultats obtenus sur une seule population n'ont qu'une valeur toute relative. A la limite, il n'est pas impossible que dans certains cas on ait échantillonné des populations non représentatives ou que les échantillonnages aient été biaisés pour diverses causes.

En raison de tous ces facteurs d'incertitude, et du nombre encore restreint de résultats disponibles, il est prématuré de vouloir distinguer la part des phénomènes généraux qui permettraient de regrouper des espèces ou des groupes d'espèces, de la part qui revient aux erreurs de mesure dans la dispersion des points. Néanmoins, et comme le font remarquer McNEILL et LAWTON, il est certain que les dépenses respiratoires tendent à être plus importantes pour une même valeur de la production dans les populations d'animaux à vie longue que dans les populations d'animaux à vie courte. En reprenant les données de McNEILL et LAWTON (tabl. XVI) et en y adjoignant nos propres résultats (tabl. XIII) ainsi que d'autres résultats récents (tabl. XVII), de nouvelles droites d'ajustement ont été calculées pour les invertébrés (fig. 40) :

$$\log R = 1{,}0816 \ \log P + 0{,}4361 \quad (4) \quad (r = 0{,}945)$$

$$\log P = 0{,}82496 \ \log R - 0{,}27563 \quad (5) \quad (r = 0{,}945)$$

Les résultats concernant les poissons ont été portés sur la fig.40 mais n'ont pas servi au calcul des droites d'ajustement car ils semblent se distinguer des observations portant sur les invertébrés. D'autres études sont cependant nécessaires pour confirmer ou non cette distinction. Les pentes des droites d'ajustement calculées ci-dessus ont été comparées aux pentes des droites obtenues par McNEILL et LAWTON.

TABLEAU XVI – Production et respiration annuelles (en Kcal/m^2) dans des populations naturelles de poikilothermes. Données recueillies par McNEILL et LAWTON (1970).

N° sur fig. 40	Espèces	Groupe	P	R	Source
1	Allolobophora rosea	Lumbricide	2,717	12,727	Bolton (1969)
2	Pteromalus puparum (larve)	Pteromalide	0,074	0,056	Chlony (1968)
3	Pimpla instigator (larve)	Ichneumonide	0,017	0,009	Chlony (1968)
4		Acarien	0,43	1,578	Engelmann (1961)
5	Asellus aquaticus	Isopode	16,296	51,060	Fitzpatrick (1968)
6	Onychiurus procompatus	Collembole	2,61	3,04	Healey (1967)
7	Scrobicularia plana	Lamellibranches	17,5	54,6	Hughes (1970)
8	idem		124,0	476,0	Hughes (1970)
9	Modiolus demissus	Lamellibranche	16,7	39,0	Kuenzler (1961)
10	Pyrrhosoma nymphula (larve)	Odonate	4,436	3,169	Lawton (1969)
11	idem		3,889	3,668	Lawton (1969)
12	Rutilus rutilus	Poisson	10,7	118,4	Mann (1965)
13	Alburnus alburnus	Poisson	30,5	314,2	"
14	Leuciscus leuciscus	Poisson	1,5	23,7	"
15	Perca fluviatilis	Poisson	1,8	23,2	"
16	Gobio gobio	Poisson	2,6	37,0	"
17	Leptoterna dolobrata	Hemiptère	0,064	0,062	McNeill (1969)
18	idem		0,140	0,101	"
19	idem		0,096	0,088	"
20	3 espèces d'Orthoptères	Orthoptère	4,0	21,6	Odum (1962)
21	Littorina irrorata	Gastropode	40,6	249,4	Odum (1969)

(suite) ... dans des populations naturelles de poikilothermes. Données recueillies par McNEILL et LAWTON (1970).

Nº sur fig. 40	Espèces	Groupe	P	R	Source
22	Chortthippus parallelus	Orthoptère	0,420	0,338	Qasrawi (1966)
23	idem		0,273	0,190	"
24	Ligidium japonica	Isopode	3,5	16,0	Saito (1965)
25	Japonaria laminata armigera	Diplopode	26,9	30,9	Saito (1967)
26	idem		1,5	1,51	"
27	Orchelimum fidicinium	Orthoptère	10,8	18,6	Smalley (1960)
28	Limnodrilus hoffmeisteri	Tubificide	160,5	483,6	Teal (1957)
29	Asellus militaris	Isopode	108,3	486,1	"
30	Trichoptère	Trichoptère	20,9	67,5	"
31	Pisidium virginicum	Lamellibranche	81,8	90,9	"
32	Calopsectra dives	Chironomide	130,7	389,6	"
33	Anatopynia dyari	Chironomide	37,4	208,5	"
34	Gammarus pseudolimneus	Amphipode	183,0	1039,0	Tilly (1968)
35	Physa integra	Gastropode	170,6	440,7	"
36	Philaenus spumarius	Hemiptère	15,963	22,602	Wiegert (1964)
37	Orthoptères : Melanoplus spp	Orthoptère	0,638	1,120	Wiegert (1965)
38	idem		0,373	0,596	"
39	idem		4,573	8,690	"
40	Lithobius forficatus	Chilopode	0,085	1,998	Wignarajah (1968)
41	Lithobius crassipes	Chilopode	0,074	1,268	"
42	Cherax albidus	Decapode	158,0	132,0	Woodland (1967)

TABLEAU XVII - P et R (exprimés en Kcal/m^2/an) pour différentes populations de poikilothermes

Données récentes complétant celles retenues par McNEILL et LAWTON (1970).

N° sur fig. 40	Espèces	Groupe	P	R	Source
43	Oligolophus tridens		0,203	0,957	KLEKOWSKI (1970)
44	Neophilaenus lineatus	Homoptère	0,348	0,596	HINTON (1971)
45	Aspius aspius	Poisson	0,135	0,905	BACKIEL (1970)
46	Unio pictorum	Lamellibranche	1,9	30,4	TUDORANCEA et FLORESCU (1969)
47	Anodonta piscinalis	Lamellibranche	2,5	22,6	TUDORANCEA et FLORESCU (1968)
48	Unio tumidus	Lamellibranche	1,7	23,4	TUDORANCEA et FLORESCU (1968)
49	Hyalella azteca	Amphipode	6,9	20,2	MATHIAS (1971)
50	Hyalella azteca		3,3	11,6	MATHIAS (1971)
51	Crangonyx richmondensis occidentalis	Amphipode	1,3	5,2	MATHIAS (1971)
52	Crangonyx richmondensis occidentalis		1,5	5,0	MATHIAS (1971)
53	Fissurella barbadensis	Gastropode	50,9	139,3	HUGHES (1971)
54	Nerita peloronta	Gastropode	7,5	31,4	HUGHES (1971)
55	Nerita peloronta		14,2	100,7	HUGHES (1971)
56	Nerita versicolor	Gastropode	7,6	51,0	HUGHES (1971)
57	Nerita tessellata	Gastropode	29,3	217,2	HUGHES (1971)

TABLEAU XVIII - Valeurs mesurées de P et R et valeurs calculées P' et R' d'après les relations (4) et (5) pour quelques populations de mollusques benthiques du lac Tchad.

		P	P'	R	R'
<u>Bellamya unicolor</u>	Baga Kawa 2	58,4	27,7	120,9	222,0
	Baga Kawa 3	55,0	26,9	116,9	208,0
<u>Cleopatra bulimoides</u>	Samia 1	29,2	39,1	183,8	105,0
	Baga Kawa 1	36,8	35,6	164,1	135,0
	Bol 2 (1969)				
<u>Melania tuberculata</u>	Samia 1	61,8	37,2	127,7	236,0
	Baga Kawa 1	18,4	11,9	43,4	63,7
<u>Corbicula africana</u>	Samia 1	16,9	32,2	145,1	58,1
	Baga Kawa 1	21,3	42,4	202,3	74,5
	Baga Kawa 3	11,5	26,8	116,4	38,4

Les tests t(t = 0,109 entre (2) et (4) et t = 0,028 entre (3) et (5)) montrent que les pentes ne sont pas significativement différentes. De même, les pentes des équations (3) et (5) sont significativement différentes de 1, alors que celles des équations (2) et (4) ne le sont pas.

A titre de comparaison, les valeurs de P et R ont été recalculées à partir des équations 4 et 5 en supposant X connu pour quelques populations naturelles de mollusques du lac Tchad (tabl. XVIII). On remarquera que les écarts entre les valeurs mesurées et les valeurs calculées sont souvent très importants. Il en résulte que les équations générales établies entre R et P doivent être utilisées avec discernement. Elles peuvent rendre de grands services lorsqu'on cherche à obtenir des ordres de grandeur au cours d'études rapides. Elles sont par contre difficilement utilisables dans des études plus précises de populations. Il reste à l'utilisateur d'en faire l'usage qui convient.

CHAPITRE IV

ROLE ET IMPORTANCE DES MOLLUSQUES BENTHIQUES

DANS LE LAC TCHAD

Les recherches effectuées sur les mollusques benthiques ne sont qu'un des aspects d'un programme d'ensemble portant sur l'étude de la productivité du lac Tchad. Grâce aux différents travaux déjà réalisés par l'équipe d'hydrobiologistes de Fort Lamy, et que complèteront les observations actuellement en cours, on peut dès à présent, dans le domaine des biomasses et de la production, situer l'importance des mollusques par rapport aux autres groupes d'organismes. D'autre part, l'étude des contenus stomacaux a montré qu'ils pouvaient servir de nourriture aux poissons, et la grande quantité de calcium accumulée dans les coquilles joue vraisemblablement un rôle dans la chimie des eaux. Enfin, les variations interannuelles du niveau du lac et de sa superficie sont susceptibles de modifier profondément les peuplements et les stocks en mollusques benthiques.

A - BIOMASSES

On s'était rendu compte au cours d'études préliminaires dans la zone est du lac Tchad (DEJOUX, LAUZANNE et LEVEQUE, 1969) que les mollusques étaient largemeht dominants dans la biomasse benthique. Ces observations ont été confirmées à la suite d'une mission réalisée en mars 1970 sur l'ensemble du lac et au cours de laquelle les principaux groupes d'organismes benthiques (vers, insectes, mollusques) ont été récoltés conjointement (CARMOUZE et al., 1972). En se basant sur la répartition des mollusques, le lac a été divisé en 7 grandes zones (fig. 41) pour lesquelles les biomasses moyennes en vers, insectes et mollusques ont été calculées (tabl. XIX). A l'exception de la zone 1 où ils disparaissent en raison de la conductivité élevée, les mollusques sont partout dominants dans la biomasse benthique.

A partir de ces résultats, les stocks d'invertébrés benthiques ont pu être évalués pour l'ensemble du lac (tabl. XX). La biomasse en poids sec des mollusques, coquille non comprise, est environ 8 fois supérieur à celle des vers et 20 fois supérieure à celle des insectes.

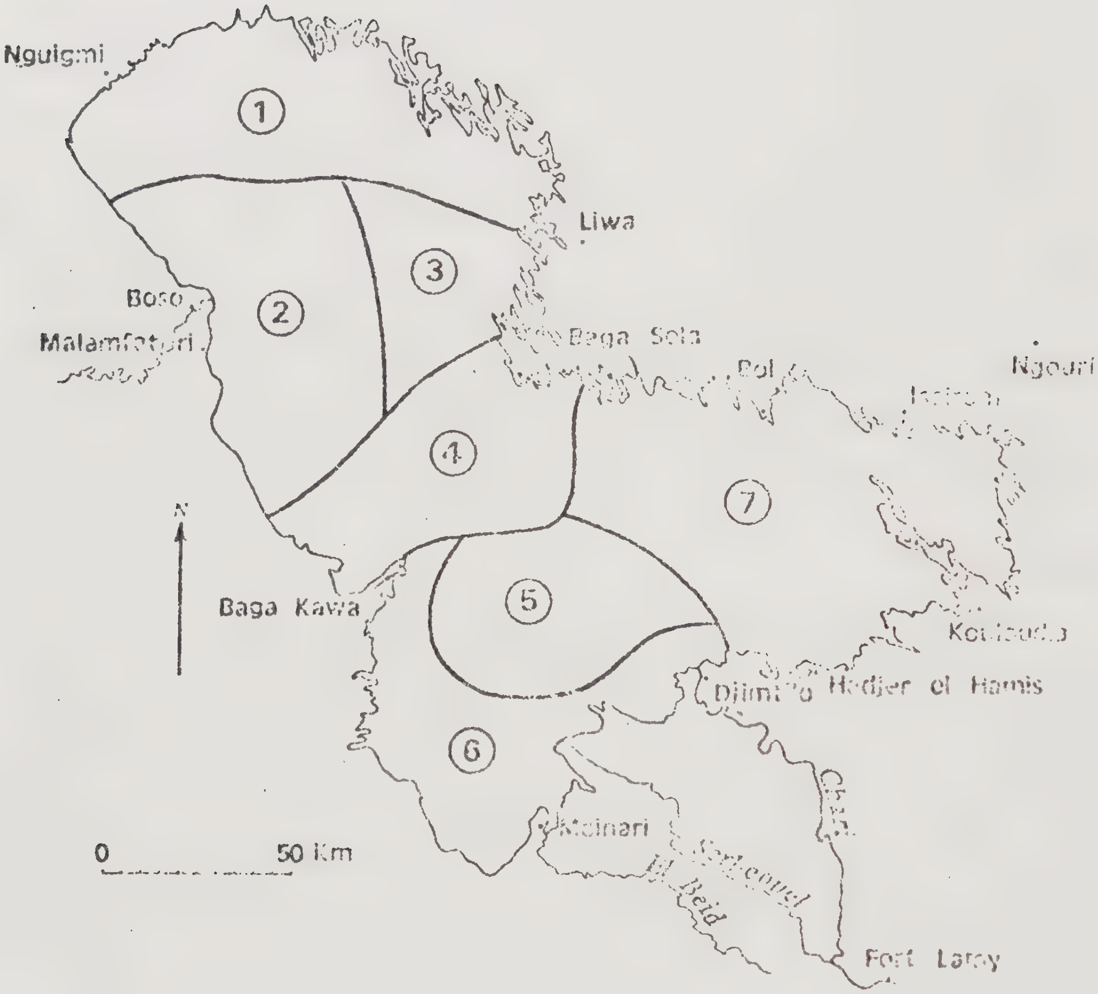


Fig. 41 - Carte schématique des principales zones de répartition du benthos.

Ces résultats sont valables pour la période de l'étude (mars 1970) qui correspond à un maximum de densité des vers et des insectes et à un certain niveau du lac. D'autre part, ces estimations ne portent que sur les zones dépourvues de végétation aquatique, or les herbiers hébergent une faune riche en insectes surtout.

Pour les autres groupes animaux, et à titre de comparaison, la biomasse totale du zooplancton a été estimée pour l'ensemble du lac à environ 14 000 tonnes (poids sec) en mars 1971, soit environ le tiers du stock de mollusques. On peut conclure de ces observations que les mollusques benthiques constituent le groupe d'invertébrés le mieux représenté dans le lac Tchad du point de vue des biomasses. La moyenne est de 24 kg/ha en poids organique sec et de 210 kg/ha de coquilles. La répartition du stock n'est cependant pas homogène (tabl. XX) puisque 60 % de celui-ci est concentré dans la zone centrale (zones 2 et 3 de la fig. 41). D'autre part si l'on considère la part relative de chacune des espèces (tabl. XXI). On constate que les trois espèces de Prosobranches (Melania, Bellamya et Cleopatra) constituent l'essentiel du stock.

Tableau XIX -

Biomasses moyennes en vers, mollusques et insectes benthiques en mars 1970, dans chacune des zones de la fig. 41
(kg/ha de poids sec, coquille non comprise pour les mollusques)

Zones	Vers	Insectes	Mollusques
1	2,1	1,4	0,2
2	6,0	2,1	55,0
3	1,1	2,9	38,8
4	1,9	1,6	45,4
5	1,5	0,05	24,1
6	2,6	0,06	11,2
7	0,8	0,6	5,2

TABLEAU XX - Estimation des stocks en vers, insectes et mollusques benthiques en mars 1970 dans chacune des zones de la fig. 41.
(en tonnes de poids sec, coquille non comprise pour les mollusques)

Zones	Vers	Insectes	Mollusques	Total	%
1	647	432	62	1 141	2,1
2	3 097	813	21 143	25 053	46,7
3	165	435	5 723	6 323	11,7
4	394	332	9 316	10 042	18,7
5	344	11	5 419	5 774	10,7
6	542	13	2 233	2 788	5,2
7	341	256	2 114	2 711	5,1
Total	5 530	2 292	46 010	53 832	
%	10,3	4,2	85,5		100

TABLEAU XXI - Importance relative des différentes espèces de mollusques benthiques dans la composition du stock. Les valeurs indiquées sont exprimées en tonnes de poids organique sec (P.O.S.) et de coquilles (P.C.)

	P.O.S.	%	P.C.	%
Melania	12 600	28	107 000	27
Bellamya	22 300	48	159 000	40
Cleopatra	8 000	17	58 000	14
Corbicula	1 300	3	41 000	10
Caelatura	1 800	4	35 000	9
Total	46 000		400 000	

TABLEAU XXII - Evaluation de la production en mollusques benthiques du lac Tchad en 1970, et P/ $\bar{B}$ moyen annuel pour chacune des principales espèces. Les valeurs sont données en tonnes de poids organique sec (P.O.S.) et de poids de coquille (P.C.).

	P.O.S.		P.C.	
	$P/\bar{B}$	P	$P/\bar{B}$	P
Melania	4,4	55 440	4,8	513 000
Bellamya	5,8	129 340	6,2	986 000
Cleopatra	2,6	20 800	3	174 000
Corbicula	2,6	3 380	2,8	115 000
Caelatura	2 ?	3 600	2,2	77 000
Total		212 560		1 865 000

TABLEAU XXIII - Evaluation de la production annuelle en mollusques benthiques dans chacune des zones de la fig. 41.

Zones	P en g de P.O.S/m^2/an	P en Kcal/m^2/an
1	0,1	0,4
2	29,5	117
3	19,6	78
4	18,5	73
5	7,5	30
6	1,8	7
7	2,2	9

B - PRODUCTION

A l'inverse des insectes et des vers benthiques, on n'a pas observé chez les mollusques de fluctuations saisonnières importantes de la biomasse. En première approximation, on peut donc estimer que le stock évalué en mars-avril 1970 ne varie pas beaucoup au cours de l'année et correspond à la biomasse moyenne annuelle. En utilisant d'autre part un rapport P/ $\overline{B}$ annuel moyen pour chacune des principales espèces (moyenne des rapports P/ $\overline{B}$ obtenus dans chacune des stations) on peut calculer la production en mollusques du lac Tchad pour l'année 1970 (tabl. XXII).

La production moyenne pour l'ensemble du lac est d'environ 110 kg/ha/an en poids organique sec et de 1 000 kg/ha/an en poids de coquilles. Du point de vue énergétique, cela correspond à une production totale de 845 x 10^9 Kcal soit 44 Kcal/m^2/an en moyenne.

On a également utilisé les rapports P/A moyens estimés pour chacune des espèces afin d'évaluer la quantité d'énergie assimilée par les mollusques en un an. Elle est de 3 280 x 10^9 Kcal pour l'ensemble du lac et de 171 Kcal/m^2/an en moyenne.

Des résultats assez comparables ont été obtenus sur un mollusque, Littorina irrorata vivant dans des marais salés en Géorgie (ODUM et SMALLEY, 1959) dont la production a été estimée à 40,6 Kcal/m^2/an et l'assimilation à 290 Kcal/m^2/an. Sachant que l'énergie rayonnante (mesurée à Fort Lamy au solarimètre à thermo pile) est de l'ordre de 542 cal/m^2/jour, soit encore 198 x 10^4 Kcal/m^2/an, 1/11 500è de cette énergie est assimilée par les mollusques et 1/45 000è est utilisée pour la production.

Comme on l'a déjà indiqué au sujet des biomasses, les valeurs ci-dessus sont des ordres de grandeur valables pour 1970 car elles peuvent varier évidemment selon le niveau du lac et la surface occupée. En outre elles sont basées sur de nombreuses estimations (biomasses; P/ $\overline{B}$, etc...) et comprennent par conséquent une marge d'erreur difficile à apprécier. Enfin, ce sont des valeurs moyennes pour l'ensemble du lac et qui peuvent

fluctuer selon les régions considérées. Par exemple, si l'on reprend les 7 zones de la fig. 41 la production varie entre 0,4 Kcal/m^2/an dans la zone 1 et 117 Kcal/m^2/an dans la zone 2 (tabl. XXIII).

Il est encore difficile de déterminer l'importance des mollusques benthiques dans la production générale du lac Tchad car pour de nombreux groupes on ne possède pas encore de données suffisamment précises sur les taux de production. On peut cependant effectuer une comparaison très approximative avec le zooplancton pour lequel le P/ $\bar{B}$ annuel serait de l'ordre de 50 (GRAS, comm. pers.). Dans ce cas, et si l'on estime la biomasse moyenne à 14 000 tonnes, on obtiendrait une production annuelle, en poids sec d'environ 700 000 tonnes, donc 3 à 4 fois supérieure à celle des mollusques.

C - PREDATION PAR LES POISSONS

Dans le lac Tchad les poissons sont les principaux prédateurs des mollusques benthiques. *Tetraodon fahaka* s'en nourrit presque exclusivement, et bien que peu abondante, cette espèce est présente partout. Mais d'autres espèces en consomment également en proportion non négligeable comme le prouve l'étude des contenus stomacaux.

Dans l'archipel est d'après les travaux de LAUZANNE (1972 et com. pers.) les mollusques constituent 40 % du volume des proies chez *Hyperopisus bebe*, 34 % chez *Synodontis* cf. *schall* et 20 % chez *Heterotis niloticus*. Ces trois espèces représentent moins de 5 % de la biomasse des poissons pêchés à la senne de rivage. Les mollusques sont également dominants dans les contenus stomacaux de *Synodontis clarias* et de *Chrysichtys auratus*.

Dans les eaux libres de l'est et du sud, les observations sont moins nombreuses. On a cependant noté l'abondance des mollusques dans les estomacs d'*Alestes dentex* d'*Hyperopisus bebe*, de *Synodontis schall*, *S.clarias* et *S. frontosus*.

TABLEAU XXIV - teneur en éléments traces (exprimée en p.p.m.) dans les coquilles de diverses espèces de mollusques benthiques du lac Tchad. Analyses réalisées par M. PINTA au laboratoire de l'O.R.S.T.O.M. à Bondy.

Espèces	Mn	Pb	Mo	Sn	V	Cu	Zn	Ni	Co	Ti	Cr	Sr	Ba	Li	B
Melania tuberculata	500				3	3		3	500	3		1000	1000		3
Cleopatra bulimoides	1 000				3	3	< 100	< 10	300			1000	400	< 3	< 3
Bellamya unicolor	300				35	3		3	300	3		1000	300		
Corbicula africana	100	3			3	3			100	3	3	800	400		
Caelatura aegyptiaca	1 000				35	3		3	10	3		1000	200		
Caelatura teretiuscula	800				3	3		3	100	3		1000	400		
Mutela dubia	1 000				3	10		3	100	3		1000	300		
Mutela rostrata	800	3	3	10	3	10	100	3	500	3	3	1000	400	10	3
Byssanodonta parasitica	1 000	3			10	3			3	3		> 1000	300	10	3

Dans les eaux libres du nord (HOPSON, 1964 ; TOBOR, 1972) les mollusques sont consommés surtout par *Bagrus bayad* (20 à 30 % du volume des proies), *Heterotis niloticus*, *Synodontis frontosus*, *S. schall* et *Hyperopisus bebe*. Ils entrent également dans la nourriture de *Mormyrus rume*, *Distichodus rostratus* et *Lates niloticus*. Pour cette dernière espèce, les *Melania* sont consommés surtout par les jeunes (30 à 50 cm) et constituent une part faible mais régulière de la nourriture.

Une douzaine d'espèces de poissons au moins sont donc susceptibles de se nourrir de mollusques benthiques de manière régulière ou occasionnelle. En réalité, à l'exception de *Tetraodon fahaka*, il n'existe pas de malacophages stricts sur le lac Tchad. Mais en raison du régime alimentaire assez plastique chez beaucoup de poissons, la proportion des proies ingérées est un peu fonction de la composition du benthon pour les poissons benthonophages. Ainsi par exemple, *Synodontis frontosus* consomme surtout des larves d'insectes et des ostracodes dans l'archipel est où les mollusques sont peu abondants. Par contre dans les eaux libres de l'est et du sud où les mollusques sont abondants et les insectes rares, cette espèces se nourrit essentiellement de mollusques.

En l'absence d'observations suffisantes dans toutes les régions du lac, et de données précises sur les stocks ichtyologiques, il est difficile de chiffrer l'importance de la prédation des mollusques benthiques par les poissons. D'après les résultats précédents on peut cependant penser qu'elle n'est pas complètement négligeable. En outre, comme l'a fait remarquer LAUZANNE (1972) beaucoup d'espèces de poissons se nourrissent de jeunes mollusques, ce qui retentit vraisemblablement sur la dynamique des populations malacologiques.

D - STOCKAGE DES SELS MINERAUX

Les analyses de coquilles ont montré qu'elles renfermaient environ 37 % de Calcium sous forme d'aragonite principalement, et des traces de sodium. On y trouve également un certain nombre d'élements trace : manganèse, strontium et baryum surtout (tabl. XXIV).

Pour une biomasse de 400 000 tonnes de coquilles sur l'ensemble du lac, il y a environ 150 000 tonnes de calcium qui sont stockées dans les mollusques benthiques vivants. Cette quantité est du même ordre de grandeur que l'apport annuel moyen en calcium par les tributaires (185 000 tonnes d'après CARMOUZE, en prép.). La production de coquilles étant de 1 865 000 tonnes par an, les mollusques ont donc besoin annuellement de 720 000 tonnes de calcium, soit environ quatre fois l'apport moyen des tributaires. Cette demande en calcium correspond à la moitié du stock de calcium dissous dans les eaux du lac (1 450 000 tonnes d'après CARMOUZE).

En réalité, une partie du calcium fixé dans les tests est remise en solution après la mort des mollusques. C'est le cas général dans la cuvette sud où les coquilles sont très vite érodées et où l'on ne trouve que très peu de tests morts sur les fonds. Dans la cuvette nord par contre, et surtout au nord de la latitude de la Yobé, il est fréquent de récolter à la benne des amas très importants de coquilles mortes et peu érodées, parfois même dans des zones où les mollusques benthiques vivants ne sont pas très abondants. Le rôle des mollusques benthiques sur la chimie des eaux est difficile à estimer car il interfère avec d'autres phénomènes plus complexes et encore mal connus tel que la néoformation des argiles. Il n'est cependant pas négligeable étant donné les quantités de calcium mises en jeu. Mais il est susceptible de fortes variations interannuelles car le stock de mollusques dépend plus ou moins du niveau du lac (voir chapitre suivant). La présence de niveaux coquilliers dans les sédiments du Paléo-Tchad, qui rappellent dans une certaine mesure les amas de coquilles mortes existant actuellement dans la cuvette nord, permet de penser que les mollusques jouent vraisemblablement un rôle dans la sédimentation du calcium et que ce phénomène interviendrait surtout dans la cuvette nord. Ils interviennent donc par ce biais dans la régulation saline du lac.

C - EVOLUTION DES PEUPLEMENTS

En raison des fluctuations interannuelles du niveau qui pouvent aller parfois jusqu'à l'assèchement d'une partie du lac, ce dernier constitue un milieu particulièrement instable pour les organismes aquatiques. Ainsi, la baisse continue du niveau du lac depuis 1963 a entraîné de profonds bouleversements dans les populations naturelles de mollusques benthiques. Dans un but prévisionnel, il est donc indispensable d'étudier les répercussions à long terme des variations du plan d'eau sur l'évolution des peuplements. Bien que nos observations ne portent encore que sur cinq ans, un certain nombre de tendances peuvent déjà être dégagées. Elles seront discutées après l'exposé des résultats obtenus dans la zone de Bol (archipel est) et dans certains autres biotopes du lac.

Zone de Bol

Cette zone d'étendue restreinte peut être considérée comme représentative des peuplements en mollusques de l'archipel est. Une première étude réalisée en janvier 1967 (DUPONT et LEVEQUE, 1968) avait montré l'influence de la nature des fonds sur la répartition et l'abondance des espèces. Des observations complémentaires ont été effectuées en janvier 1970 (DEJOUX, LAUZANNE et LEVEQUE, 1972, et cf. chapitre I) et en février 1972. En outre, la dynamique des populations a été suivie durant deux ans et demi dans trois stations de cette région (cf. chapitre II). Les relevés moyens par type de fond, calculés pour 1967, 1970, et 1972, mettent en évidence une profonde évolution des peuplements tant sur le plan qualitatif que quantitatif entre 1967 et 1972 (tabl. XXV).

Sur les fonds de vase, _Cleopatra_ qui était l'espèce dominante numériquement en 1967 a été supplanté par _Melania_ en 1970 et malgré un appauvrissement général, cette dernière espèce est toujours dominante en 1972. La structure des peuplements de la tourbe a peu changé mais on note également une diminution de la densité de toutes les espèces en 1972. Sur l'argile granulaire, les Lamellibranches _Corbicula_ et _Byssanodonta_ ont fortement régressé de 1967 à 1972, et _Cleopatra_ dont la densité était très élevée en

TABLEAU XXV - Densité moyenne de chaque espèce de mollusques benthiques par relevé ($0,54\ m^2$) et par type de fond dans la zone de Bol (Archipel sud-est) en 1967, 1970 et 1972.

Type de fond	Vase			Tourbe			Argile granulaire			Argile molle		
Genres / Année	1967	1970	1971	1967	1970	1971	1967	1970	1972	1967	1970	1972
Melania	0,3	10,0	1,0	2,4	3,5	1,8	0,5	0,6	0,2	1,0	0,2	0
Cleopatra	3,6	1,7	0	18,8	13,4	3,2	18,6	120,1	0,8	60,8	26,0	0
Bellamya	0,6	0,3	0,1	2,6	0,1	0,2	7,4	1,4	0,3	1,6	0,4	0
Corbicula	0,3	0,5	0,1	0,2	0,2	1,8	31,2	8,3	0,9	33,2	2,9	0,2
Caelatura	0	0,1	0,2	0,1	0,1	0,1	2,0	1,7	0,7	5,5	0,9	0,1
Byssanodonta	0,1	0	0	0	0	0	48,6	6,1	0	8,4	0	0
Pisidium	0	0	0	0	0	0,3	1,5	0	0	2,9	0	0

TABLEAU XXVI - Densité moyenne des différentes espèces par relevé (0,54 m^2) sur les fonds de pseudo-sable et d'argile bleue des Eaux libres du sud-est en 1968, 1970 et 1972.

Biotope	Pseudo-sable			Argile bleue		
Genres / Année	1968	1970	1972	1968	1970	1972
Melania	97,5	68,0	75,2	10,0	18,8	0,7
Cleopatra	55,4	41,2	42,0	35,0	34,4	6,0
Bellamya	0,2	0,3	0	0,1	0,5	0
Corbicula	42,9	39,5	29,2	1,9	6,0	0,7
Caelatura	0,6	1,2	0,8	0,9	1,6	0,3

1970, a pratiquement disparu en 1972. Enfin, sur l'argile molle, toutes les espèces ont régressé en 1970 et disparu en 1972.

Dans la zone de Bol on observe donc un appauvrissement des peuplements et une diminution générale des densités entre 1967 et 1972, sauf dans l'argile granulaire pour les Cleopatra et dans la vase pour les Melania dont la densité était maximale en 1970.

Ensemble du lac

Deux missions ont été effectuées sur l'ensemble du lac en 1968 et 1970 au cours desquelles les principaux biotopes ont été prospectés. A deux ans d'intervalle, les peuplements avaient généralement peu changé (cf. chapitre I). On a constaté cependant que le remplacement des Cleopatra par les Melania sur les fonds de vase de la zone de Bol, n'était pas limité à cette région mais affectait une grande partie de l'archipel et des îlots-bancs de l'est en 1970.

Quelques observations complémentaires ont pu être faites en avril 1972. En raison des difficultés de navigation, consécutives à la baisse du lac, elles ne portent que sur deux biotopes : le pseudo-sable et l'argile bleue, situés dans les eaux libres de l'est et du sud. En comparant les relevés moyens de 1968, 1970 et 1972, on constate que le peuplement du pseudo-sable a peu évolué au cours de ces quatre ans, tant du point de vue structure que du point de vue de la densité des espèces (tabl. XXVI). Pour l'argile bleue, la structure des peuplements n'a pas changé non plus, mais on observe par contre une forte diminution de la densité en 1972 par rapport à 1968 et 1970. La diminution des effectifs dans ce biotope en 1972 est à rapprocher de celle qui s'est produite dans la zone de Bol.

Les résultats obtenus à Bol ou sur l'ensemble du lac mettent en évidence l'existence d'un phénomène d'évolution à long terme des peuplements dans un certain nombre de biotopes. Les causes en sont probablement variables selon les milieux concernés, mais les variations du niveau du lac agissant directement ou indirectement, ont vraisemblablement un rôle prépondérant. En particulier lorsque le niveau baisse, comme c'est le cas depuis 1963, la

diminution de la profondeur entraîne une agitation plus importante au niveau du fond et la remise en suspension partielle du sédiment superficiel dont la teneur en eau augmente. A la limite, il peut exister une couche de boue très fluide à l'interface eau-sédiment. Les mollusques benthiques du lac Tchad qui vivent à la surface du sédiment ou enfoncés dans la couche superficielle sont évidemment affectés par ces modifications. Par un simple phénomène physique et en raison de leur poids, ils auront d'autant plus tendance à s'enfoncer dans le sédiment que ce dernier sera fluide. Sur un fond trop perturbé, ils ne peuvent plus subsister.

Cette hypothèse permettrait d'expliquer l'évolution des peuplements de la vase dans la région de Bol ou les Cleopatra, dominants en 1967 ont diminué progressivement pour être supplantés par les Melania en 1970. Cette dernière espèce dont la coquille allongée présente de nombreuses aspérités, est mieux adaptée que les Cleopatra de forme globuleuse pour vivre dans des sédiments assez fluides et s'y développer en l'absence de toute concurrence. En 1972, les Melania avaient pourtant fortement régressé eux aussi. On aurait donc schématiquement pour les fonds de vase de la région de Bol, l'évolution suivante : la baisse du lac entraine l'augmentation de la teneur en eau du sédiment superficiel ; les Cleopatra disparaissent alors que les Melania mieux adaptés morphologiquement se développent. La baisse du niveau se poursuivant, le sédiment superficiel devient de plus en plus fluide et les Melania ne pouvant plus subsister disparaissent à leur tour.

En réalité, l'influence de la baisse du niveau du lac est beaucoup plus sensible sur les fonds de vase et d'argile que sur les fonds de sable ou de pseudo-sable. Ces derniers sont en effet du point de vue granulométrique constitués par des particules plus lourdes et plus grosses, et leur teneur en éléments fins (argiles et limons) est généralement faible. La couche superficielle est donc beaucoup moins remaniée que dans le cas de la vase par exemple. C'est peut-être pourquoi le peuplement du pseudo-sable s'est peu modifié de 1968 à 1972.

Si la modification de la structure physique du substrat est un facteur important de l'évolution des peuplements benthiques, la baisse du niveau du lac a également d'autres effets. C'est ainsi qu'en raison de la morphologie de la cuvette, le volume d'eau diminue évidemment ainsi que la surface inondée dans certaines régions, surtout depuis 1970. Les poissons prédateurs sont dans un premier temps contraints de se concentrer sur une surface et dans un volume plus réduits. L'impact de la prédation augmente en conséquence et peut entraîner un appauvrissement des peuplements benthiques en général, dans les régions encore en eau.

Enfin, et parmi les causes radicales d'évolution, la diminution de la profondeur permet l'installation d'une végétation aquatique et de roselières, ce qui provoque la disparition de mollusques benthiques. Il faut rappeler qu'en 1908, époque où le niveau était proche de celui de 1972, TILHO avait observé que la majeure partie du lac était couverte de végétation. Dans ces conditions, beaucoup de biotopes décrits dn 1968 et 1970 n'existaient pas. En particulier la zone nord était complètement asséchée et la zone centrale transformée en marécage. Or, cette dernière héberge 60 % de la biomasse en 1970.

En conclusion, les fluctuations du niveau sont probablement le facteur déterminant de l'évolution des peuplements et des stocks en mollusques benthiques du lac Tchad. La baisse du niveau, à partir d'un certain seuil tout au moins provoque un appauvrissement des peuplements. Certaines espèces disparaissent rapidement. C'est le cas des petits Lamellibranches (Byssanodonta, Pisidium) à Bol et sur l'ensemble du lac en 1970 et 1972. La densité des autres espèces diminue également, en particulier sur les fonds de vase et d'argile. Corrélativement, la surface inondée se rétrécit et l'installation de la végétation aquatique dans les eaux peu profondes restreint encore la surface disponible pour les mollusques benthiques. Le stock en mollusques du lac régresse donc rapidement. Ce phénomène d'évolution, tel qu'il a été observé, est assez lent au-dessus de la cote 280 m mais s'accélère rapidement en dessous. En effet la surface inondée passe de

22 000 km^2 à 17 000 km^2 entre les cotes 282 et 280, et de 17 000 km^2 à 10 000 km^2 entre les cotes 280 et 279 (CARMOUZE, 197).

Il est plausible de penser que l'évolution s'effectue en sens inverse lorsque le niveau du lac remonte. Il faut cependant au moins quelques années pour que les populations de mollusques se reconstituent, en particulier dans les zones qui ont été asséchées. Ceci peut être le cas de la zone centrale du lac où existe la plus forte biomasse, ainsi que de la Grande Barrière.

CONCLUSION

En raison de la faible profondeur et de la bonne oxygénation au niveau du fond, le lac Tchad peut être assimilé dans son ensemble à une vaste zone littorale favorable au développement des mollusques benthiques. Cette particularité explique l'importance des stocks en mollusques et la forte biomasse moyenne par unité de surface.

Bien qu'ils soient le groupe d'invertébrés le mieux représenté dans la biomasse, les mollusques ne paraissent cependant pas constituer une source de nourriture très importante pour les poissons prédateurs en particulier. Cela tient en partie au fait que leur durée de vie étant généralement plus longue que celle des autres invertébrés, leur vitesse de renouvellement (et par conséquenc leur production) est au contraire beaucoup plus faible. Mais d'après les renseignements que l'on possède actuellement, il apparait également qu'une grande partie de la production n'est pas consommée par les prédateurs.

A l'intérieur de l'écosystème représenté par le lac Tchad, les mollusques occuperaient donc une position originale, une impasse trophique par rapport aux schémas classiques. En réalité, et sur un plan plus général, ils ne sont pas les seuls puisque les vers benthiques ne paraissent pas non plus constituer une source de nourriture pour les prédateurs. Ces courts-circuits dans la chaine trophique ne sont pas pour autant des pertes pour l'écosystème. Ainsi, les mollusques benthiques qui sont surtout détritivores participent au niveau du fond à la dégradation de la matière organique et accélèrent sa minéralisation. Ils modifient donc le cycle biogéochimique de la matière organique et des sels minéraux.

BIBLIOGRAPHIE

ALLEN (K.R.) - 1950 - The computation of production in fish populations. N.Z. Sci. Rev., 8, 89.

ANNANDALE (N.) et SEWELL (R.B.S.) - 1921 - The banded pond snail of India : Vivipara bengalensis. Rec. Ind. Mus., XXII, pp. 217-291.

ARABINA (I.P.) - 1968 - Dynamisme annuel, saisonnier et production du zoobenthos dans les lacs Narotch, Miastro et Batorin (en russe). Thèse Univ. Biélorussie, Minsk.

BACKIEL (T.) - 1970 - Production and consumption in the population of Aspius aspius (L.) of the Vistula River. Pol. Arch. Hydrobiol., 17 (30), 1-2, pp. 249-258.

BACKIEL (T.) - 1971 - Production and foot consumption of predatory fish in the Vistula River. J. Fish Biol., 3, pp. 369-405.

BERG (K.), LUMBYE (J.) et OCKELMANN (K.W.) - 1958)- Seasonal and experimental variations of the oxygen consumption of the limpet Ancylus fluviatilis (O.F. Müller) J. Exp. Biol., 35, pp. 43-73.

BERG (K.) et OCKELMANN (K.W.) - 1959 - The respiration of freshwater snails. J. Exp. Biol., 36, pp. 690-708.

BINDER (E.) - 1959 - Anatomie et systématique des Mélaniens d'Afrique occidentale (Mollusques, Gastropoda). Rev. Suisse Zool., 66, 22, pp. 735-759.

BIRKETT (L.) - 1959 - Production in benthic populations. Int. Counc. Explor. Sea, C.M. 1959 near northern Seas Committee, 42, pp. 1-12.

BORUCKIJ (E.V.) - 1939 - Dinamika biomassy Chironomus plumosus profundali Beleogo azera (en russe). Trudy limn. Stanc. Kosino, 22, pp. 156 - 195.

BOUCHARDEAU (A.) et LEFEVRE (R.) - 1957 - Monographie du lac Tchad. ORSTOM Paris, 112 p.

BOURLIERE (F.) et LAMOTTE (M.) - 1968 - Les fondements physiologiques et démographiques des notions de production et de rendements bio-énergétiques. Rev. Quest. Scient., 138, 4, pp. 509-541, et 139, 1, pp. 5-24.

BRAND (T. von), NOLAN (M.O.) et MANN (E.R.) - 1948 - Observations on the respiration of Australorbis glabratus and some other aquatic snails. Biol. Bull. Woods Hole, 95, pp. 199-213.

BRODY (S.) - 1945 - Bioenergetics and growth, with special reference to the efficiency complex in domestic animals. Reinhold Publishing corporation, New York.

BURKY (A.J.) - 1971 - Biomass turnover, respiration, and interpopulation variation in the stream limpet Ferrissia rivularis (Say). Ecol. Monog., 41, 3, pp. 235-251.

CARMOUZE (J.P.) - 1969 - La salure globale et les salures spécifiques des eaux du lac Tchad. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., 3, 2, pp. 3-14.

CARMOUZE (J.P.) - 1971 - Circulation générale des eaux dans le lac Tchad. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., 5, 3-4, pp. 191-212.

CARMOUZE (J.P.) et al. (en prép.) - Les grandes zones écologiques du lac Tchad.

CRISP (D.T.) - 1962 - Estimates of the annual production of Corixa germari (Fieb.) in an upland reservoir. Arch. Hydrobiol., 58, pp. 210-223.

CUMMINS (K.W.) et WUYCHECK (J.C.) - 1971 - Caloric equivalents for investigations in ecological energetics. Mitt. int. Ver. Limnol., n° 18, 158 p.

DAGET (J.) - 1967 - Introduction à l'étude hydrobiologique du lac Tchad. C.R. Soc. Biogéogr., 380, pp. 6-10.

DAVIS (C.C.) - 1963 - On questions of production and productivity in ecology. Arch. Hydrobiol., 59, 2, pp. 145-161.

DEJOUX (C.) - 1968 - Le Lac Tchad et les Chironomides de sa partie est. Ann. Zool. Fenn., 5, pp. 27-32.

DEJOUX (C.), LAUZANNE (L.) et LEVEQUE (C.) - 1969 - Evolution qualitative et quantitative de la faune benthique dans la partie est du lac Tchad. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., 3, 1, pp. 3-58.

DUNCAN (A.), CREMER (G.A.) et ANDREW (T.) - 1970 - The measurement of respiratory rates under field and laboratory conditions during an ecological study on zooplankton. Pol. Arch. Hydrobiol., 17, 1-2, pp. 149-160.

DUPONT (B.) et LEVEQUE (C.) - 1968 - Biomasses en mollusques et nature des fonds dans la zone est du lac Tchad. Cah. ORSTOM., sér. Hydrobiol., 2, 2, pp. 113-126.

DUSSART (B.) - 1966 - Limnologie. Gauthier-Villars, Paris, 677 p.

ENGELMANN (M.D.) - 1966 - Energetics, terrestrial field studies and animal productivity. Adv. Ecol. Res., 3, pp. 73-115.

FORD (E.) - 1925 - On the growth of some lamellibranche in relation to food supply of fishes. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 13, 3, pp. 531-559.

FRANK (P.W.) - 1965 - The biodemography of an intertidal snail population. Ecology, 46, 6, pp. 831-844.

GHIRETTI (F.) - 1966 - Respiration in : Physiology of mollusca tome 2, Wilbur et Yonge ed.

GRAS (R.), ILTIS (A.) et LEVEQUE-DUWAT (S.) - 1967 - Le plancton du Bas-Chari et de la partie est du lac Tchad. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., 1, 1-4, pp. 25-100.

GREZE (V.N.) - 1951 - Produkcya Pontoporeia affinis i metod ee opredelenya. Trudy vsesojuzn. gidrobiol. Obsc, 3, pp. 33-43.

GREZE (V.N.) - 1967 - Allure de la production dans les populations d'organismes hétérotrophes marins (en russe). Questions de la Biooééanographie, Red. V.A. Vodianitski, "Naukova dumka", Kiev, pp. 121-127.

HEMMINGSEN (A.M.) - 1960 - Energy metabolisms as related to body size and respiratory surfaces, and its evolution. Reports of the Steno Memorial Hospital and the Nordisk Insulinlaboratorium, IX, 2, pp. 1-110.

HINTON (J.M.) - 1971 - Energy flow in a natural population of Neophilaenus lineatus (Homoptera). Oikos, 22, pp. 155-171.

HOLME (N.A.) et Mc INTYRE (A.D.) - 1971 - Methods for the study of marine benthos. I.B.P. Handbook n° 16, Oxford, Blackwell.

HUGHES (R.N.) - 1970 - Populations dynamics of the bivalve Scrobicularia plana (Da Costa) on an intertidal mud-flat in north Wales. J. Anim. Ecol., 39, pp. 333-356.

HUGHES (R.N.) - 1970 - An energy budget for a tidal-flat population of the bivalve Scrobicularia plana (Da Costa). J. Anim. Ecol., 39, pp. 357-381.

HUGHES (R.N.) - 1971 - Ecological energetics of Nerita (Archaegastropoda, Neritacea) populations on Barbados, West Indies, Mar. Biol. Germ., 11, pp. 12-22.

HUGHES (R.N.) - 1971 - Ecological energetics of the keyhole limpet Fissurella barbadensis Gmelin. J. Exp. mar. Biol. Ecol., 6, pp. 167-178.

IVANOV (A.I.) - 1965 - Répartition et réserve de moules dans la mer Noire. Biologie, technique de la pêche et du traitement des moules (en russe). VNIRO, Moscou, pp. 27-47.

IVANOV (A.I.) - 1967 - Croissance des moules de la mer Noire (Mytilus galloprovincialis Lam.) sur le banc de sable d'Odessa (en russe). Gidrobiol. Jurn., 3, 2, pp. 20-25.

IVANOV (A.I.) - 1968 - Les moules (Mytilus galloprovincialis Lam.) de la mer Noire et perspectives de leur pêche (en russe). Thèse, Univ. Odessa.

IVLEV (V.S.) - 1945 - The biological productivity of waters. Usp. sovrem. Biol., 19, pp. 98-120 (en russe). Traduction dans J. Fish. Res. Bd Can., 23, pp. 1727-1759 (1966).

KAJAK (Z.) - 1967 - Quelques remarques générales sur les méthodes d'étude de production du benthos (en polonais). Ekol. Pol., sér. B, 13, pp. 173-195.

KAMLER (E.) - 1969 - A comparaison of the closed bottle and flowing-water methods for measurements of respiration in aquatic animals. Pol. Arch. Hydrobiol., 16, 1, pp. 31-49.

KAMLER (E.) - 1970 - The mains parameters regulating the lovel of energy expenditure in aquatic animals. Pol. Arch. Hydrobiol., 17 (30), pp. 1-2, pp. 201-216.

KIRPITCHENKO (M.I.) - 1964 - Phénologie, dynamique du nombre et de la biomasse des larves de Dreissena dans le barrage de Koiybichev. La biologie de Dreissena et la lutte contre son expansion (en russe). Red. B.K. Chegmane, "Nauka", Moscou-Leningrad, pp. 19-30.

KLEKOWSKI (R.Z.) - 1970 - Bioenergetic budgets and their application for estimation of production efficiency. Pol. Arch. Hydrobiol., 17, pp. 1-2, pp. 55-80.

KLEKOWSKI (R.Z.) et KAMLER (E.) - 1968 - Flowing-water polarographic respirometer for aquatics animals. Pol. Arch. Hydrobiol., 15, 2, pp. 121-144.

KLEKOWSKI (R.Z.), PRUS (Z.) et ZYROMSKA-RUDZKA (H.) - 1967 - Elements of energy budget of Tribolium castaneum (Hbst) in its developmental cycle. in K. Petrusewicz (Ed.) : Secondary productivity of terrestrial ecosystems, 2, pp. 859-879.

KOUZNETSOV (V.V.) - 1948 - Caractéristiques bio-écologiques des grandes populations d'Invertébrés marins (en russe). Acad. Sc. U.R.S.S., sér. Biol., 6, pp. 538-564.

KOUZNETSOV (V.V.) - 1948 - Biologie et cycle biologique de Lacuna pallidula Da Costa dans la mer de Barentz (en russe). En mémoire d l'académicien S.A. Zernov. Acad. Sc. U.R.S.S., Moscou-Leningrad, pp. 79-93.

KUENZLER (E.J.) - 1961 - Structure and energy flow of a mussel population in a Georgia salt marsh. Limn. Ocean., 6, 2, pp. 191-204.

LAVELLE (P.) - 1971 - Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) : production annuelle d'un ver de terre, Millsonia anomala Omodeo. La Terre et la Vie, 2, pp. 240-254.

LEVEQUE (C.) - 1968 - Mollusques aquatiques de la zone est du lac Tchad. Bull. IFAN, sér. A, 29, 4, pp. 1494-1533.

LEVEQUE (C.) - 1971 - Equation de von Bertalanffy et croissance des mollusques benthiques du lac Tchad. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., 5, pp. 3-4, pp. 263-284.

LEVEQUE (C.) - 1972 - Mollusques benthiques du lac Tchad : écologie, étude des peuplements et estimation des biomasses. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., 6, 1, pp. 3-45.

LEVEQUE (C.) et GABORIT (M.) - 1972 - Utilisation de l'analyse factorielle des correspondances pour l'étude des peuplements en mollusques benthiques du lac Tchad. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., 61, 1, pp. 47-66.

MACCAVEEVA (E.B.) - 1959 - Dynamisme du nombre et de la biomasse de Rissoa splendida Eichw. dans les régions côtières de Crimée (en russe). Trav. st. Biol. Sebastopol, 11, pp. 101-107.

MAGNIN (E.) et STANCZYKOWSKA (A.) - 1971 - Quelques données sur la croissance de la biomasse et la production annuelle de trois mollusques Unionidae de la région de Montréal. Can. J. Zool., 49, 4, pp. 491-497.

MANN (K.H.) - 1965 - Energy transformation by a population of fish in the river Thames. J. Anim. Ecol., 34, pp. 253-275.

MANN (K.H.) - 1969 - The dynamics of aquatic ecosystems. Adv. in Ecol. Res., J.B. Cragg ed., 6, pp. 1-81.

MASSE (H.) - 1968 - Evaluation de ka production d'un peuplement benthique. C.R. Acad. Sci., D, Fr., 266, 7, pp. 713-715.

MATHIAS (J.A.) - 1971 - Energy flow and secondary production of the amphipods Hyalella azteca and Crangonyx richmondensis occidentalis in Marion lake British Columbia. J. Fish. Res. Bd Canada, 28, pp. 711-726.

MATVEEVA (T.A.) - 1955 - Biologie et cycle biologique de Acmaea testudinalis (Müller) dans la région mourmane orientale (en russe). Trav. St. Biol. Meurmansk, 2, pp. 32-47.

McNEILL (S.) et LAWTON (J.H.) - 1970 - Annual production and respiration in animal population. Nature, 225, pp. 472-474.

MICHAEL (R.G.) - 1968 - Studies on the bottom fauna in a tropical freshwater fish pond. Hydrobiol., 31, 2, pp. 203-230.

MORRISSON (J.P.E.) - 1954 - The relationships of Old and New World Melanians. Proc. U.S. Nat. Mus., 103, pp. 357-394.

NEES (J.) et DUDGALE (C.D.) - 1959 - Computation of production for populations of aquatic midge larvae. Ecology, 40; 3, pp. 425-430.

NEGUS (C.L.) - 1966 - A quantitative study of growth and production of unionid mussels in the River Thames at Reading. J. Anim. Ecol., 35, 9, pp. 519-532.

NOLAN (M.O.) et von BRAND (T.) - 1954 - The weight relations between shell and soft tissues during the growth of some freshwater snails. J. Wash. Acad. Sc., 44, pp. 251-255.

ODUM (E.P.) et SMALLEY (A.E.) - 1959 - Comparaison of population energy flow of a herbivorous and a deposit feeding invertebrate in a salt marsh ecosystem, Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A., 45, pp. 617-622.

OSSADTCHIKH (V.F.) et JABLONSKAIA (E.A.) - 1968 - Sur la production de quelques espèces du benthos nord-caspien (en russe). In Les méthodes de calcul de la production des animaux aquatiques, Winberg G.G. ed., "Wischaia chkola"Minsk, pp. 219-225.

PETRUSEWICZ (K.) - 1967 - Suggested list of more important concepts in productivity studies (definitions and symbols). in : Secondary productivity of terrestrial ecosystems, K. Petrusewicz ed., Warszawa-Krakow, PWN, vol. 1, pp. 51-58.

PETRUSEWICZ (K.) - 1967 - Concepts in studies on the secondary productivity of terrestrials ecosystems. in Secondary productivity of terrestrial ecosystems, K. Petrusewicz ed., Warszawa-Krakow, PWN, vol. 1, pp. 17-49.

PETRUSEWICZ (K.) et MACFADYEN (A.) - 1970 - Productivity of terrestrial animals. Principles and methods. IBP handbook n° 13.

PRUS (T.) - 1970 - Calorific value of animals as an element of bioenergetical investigations. Pol. Arch. Hydrobiol., 17, 1-2, pp. 183-199.

RAO (K.P.) et BULLOCK (T.H.) - 1954 - Q_{10} as a function of size and habitat temperature in poikilothermes. Amer. Naturalist, 88, 839, pp. 33-44.

RICKER (W.E.) - 1968 - Methods for assessment of fish production in fresh-water. IBP handbook n° 3, Oxford, Blackwell.

ROCHE (M.A.) - 1967 - Premières estimations des apports en sels au lac Tchad par le Chari. Cah. ORSTOM, sér. Hydrol., 5, 1, pp. 55-76.

SAITO (S.) - 1965 - Structure and energetics of the population of Ligidium japonicum (Isopoda) in a warm temperate forest ecosystem. Jap. J. Ecol., 15, 2, pp. 47-55.

SAITO (S.) - 1970 - Methods for the study of production by macro arthropods. Proceed. of the Paris Symp., Methods of study in soil ecology, pp. 215-223.

SANDERS (H.L.) - 1956 - Oceanography of Long Island Sound, 1952-1954. X - The biollgy of marine bottom communities. Bull. Bingham oceanogr. Coll., 15, pp. 345-414.

SHUSHKINA (E.A.), ANISIMOV (S.I.) et KLEKOWSKI (R.Z.) - 1968 - Calculation of production efficiency in plankton copepods. Pol. Arch. Hydrobiol, 15, 3, pp. 251-261.

SITARAMAIAH (P.) - 1967 - Water, nitrogen and calorific values of fresh-water organisms. J. Cons. perm. int. Explor. Mer, 31, pp. 27-30.

SMALLEY (A.E.) - 1960 - Energy flow of a salt marsh grasshoper population. Ecology, 41, pp. 672-677.

SPARCK (R.) - 1936 - On the relation between metabolism and temperature in some marine lamellibranche and its significance. Kgl. Danske Vidensk Selsk Biol. Medd., 13, 5, 27.

STANCZYKOWSKA (A.), MAGNIN (E.) et DUMOUCHEL (A.) - 1971 - Etude de trois populations de Viviparus malleatus (Reeve) (Gastropoda, Prosobranchia) de la région de Montréal. I- Croissance, fécondité, biomasse et production annuelle. Can. J. Zool., 49, 11, pp. 1431-1441.

TEAL (J.M.) - 1957 - Community metabolism in a temperate cold spring. Ecol. Monog., 27, pp. 283-302.

TILLY (L.J.) - 1968 - The structure and dynamics of cone spring. Ecol. Monog., 38, 2, pp. 169-197.

TOUCHEBEUF DE LUSSIGNY (P.) - 1969 - Monographie hydrologique du lac Tchad. Serv. Hydrol. ORSTOM Paris, 169.

TSIKHON-LOUKANINA (E.A.) - 1965 - Cycles vitaux, modifications du nombre et de la biomasse de certains mollusques Gastéropodes dans la zone littorale du barrage de Ribinsk pendant l'été 1962 (en russe). Trav. Inst. Biol. eaux territ. 8, 11, pp. 125-129.

TSIKHON-LOUKANINA (E.A.) - 1965 - Alimentation et croissance des mollusques Gastéropodes d'eau douce (en russe). Trudy Inst. Biol. Unutrennykh Vod, 9, 12, pp. 191-209.

TUDORANCEA (C.L.) et FLORESCU (M.) - 1968 - Considérations concerning the production and energetics of Unio tumidus Philipson population from the Crapina marsh. Trav. Mus. Hist. Nat. "Grigore Antipa", 8, pp. 395-409.

TUDORANCEA (C.L.) et FLORESCU (M.) - 1968 - Cu privire la fluxul energetic al populatiei de Unio pictorum dim Balta Crapina (en roumain). Ann. Univ. Bucuresti, Ser. Stiint. Natur., 17, pp. 233-243.

TUDORANCEA (C.L.) et FLORESCU (M.) - 1969 - Aspecte de productiei si energeticii populatiei de Anodonta piscinalis Nilsson disi Balta Crapina (en roumain). Stu. Cercet. Biol., Ser. Zool., 21, 1, pp. 43-55.

VOROBIEV (V.P.) - 1949 - Benthos de la mer d'Azov (en russe). Trav. Azcherniro, 13

WAUTIER (S.) et PATTEE (E.) - 1955 - Expérience physiologique et expérience écologique. L'influence du substrat sur la consommation d'oxygène chez les larves d'Ephéméroptères. Bull. mens. Soc. linn. Lyon. 24, pp. 178-183.

WINBERG (G.G.) - 1971 - Methods for the estimation of production of Aquatic animals. Academia Press, London and New York, 175 p.

WINBERG (G.G.) et BELIAZKAYA (J.S.) - 1958 - Dependence of metabolic rate on total body dimensions in mollusca Gastropoda (en russe). Bjul. Inst. Biol. Akad. Nauk Belorussk S.S.R, 3, pp. 273-276.

WINBERG (G.G.) et BELIAZKAYA (J.S.) - 1959 - Rela ion between metabolic rate and body weight in freshwater gastropods (en russe). Zool. Z., 38, pp. 1146-1151.

ZAIKA (V.E.) - 1968 - Age-structure dependence of the "specific production" in zooplankton populations. Mar. Biol., 1, pp. 311-315.

ZAIKA (V.E.) - 1970 - Rapports entre la productivité des mollusques aquatiques et la durée de leur vie. Cah. Biol. Mar., 11, 1, pp. 99-108.

ZEISS (F.R.) - 1963 - Effect of population densities on zooplancton respiration rates. Limn. Ocean., 8, pp. 110-115.

ZEUTHEN (E.) - 1953 - Oxygen uptake as related to body size in organisms Quart. Rev. Biol., 28, pp. 1-12.